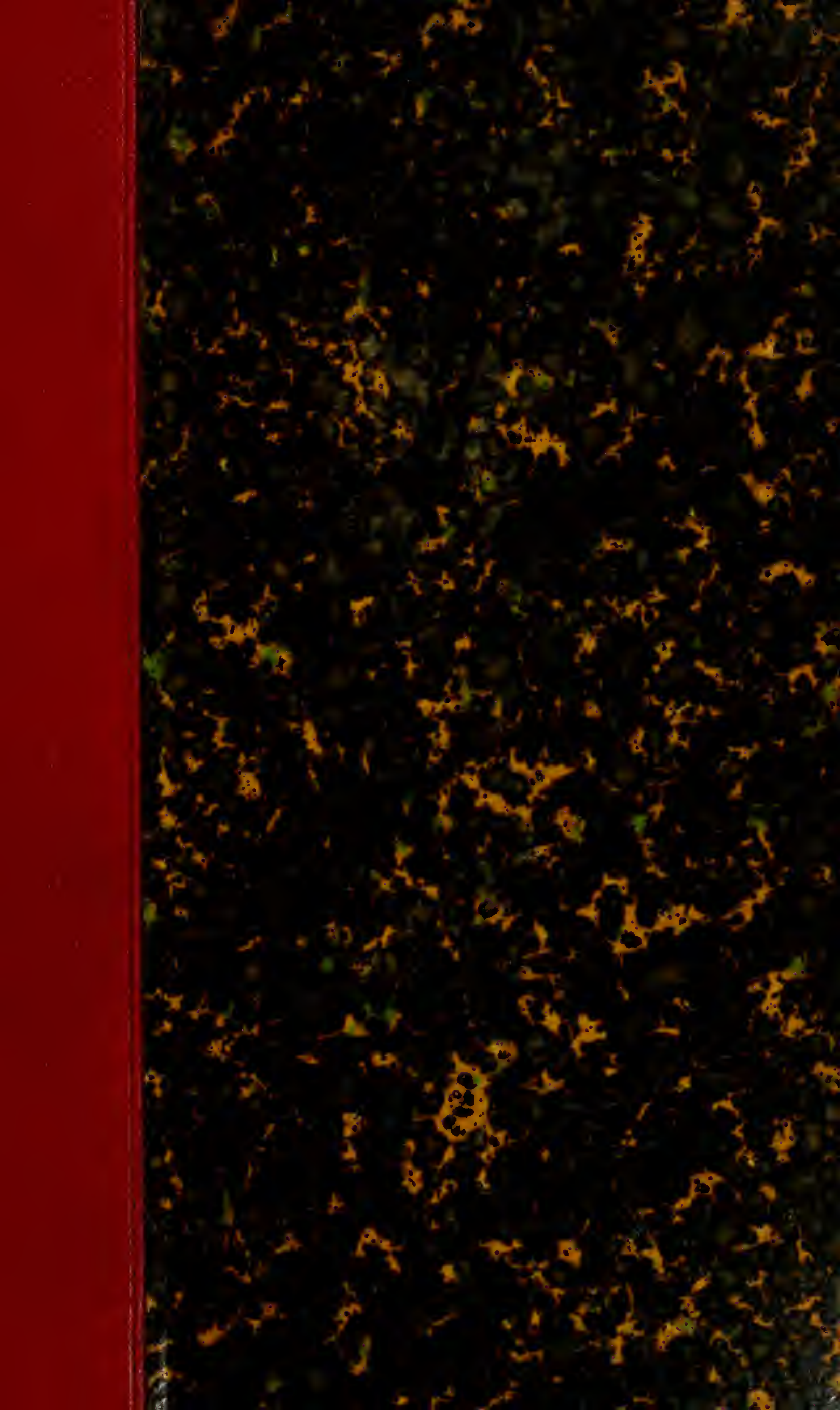
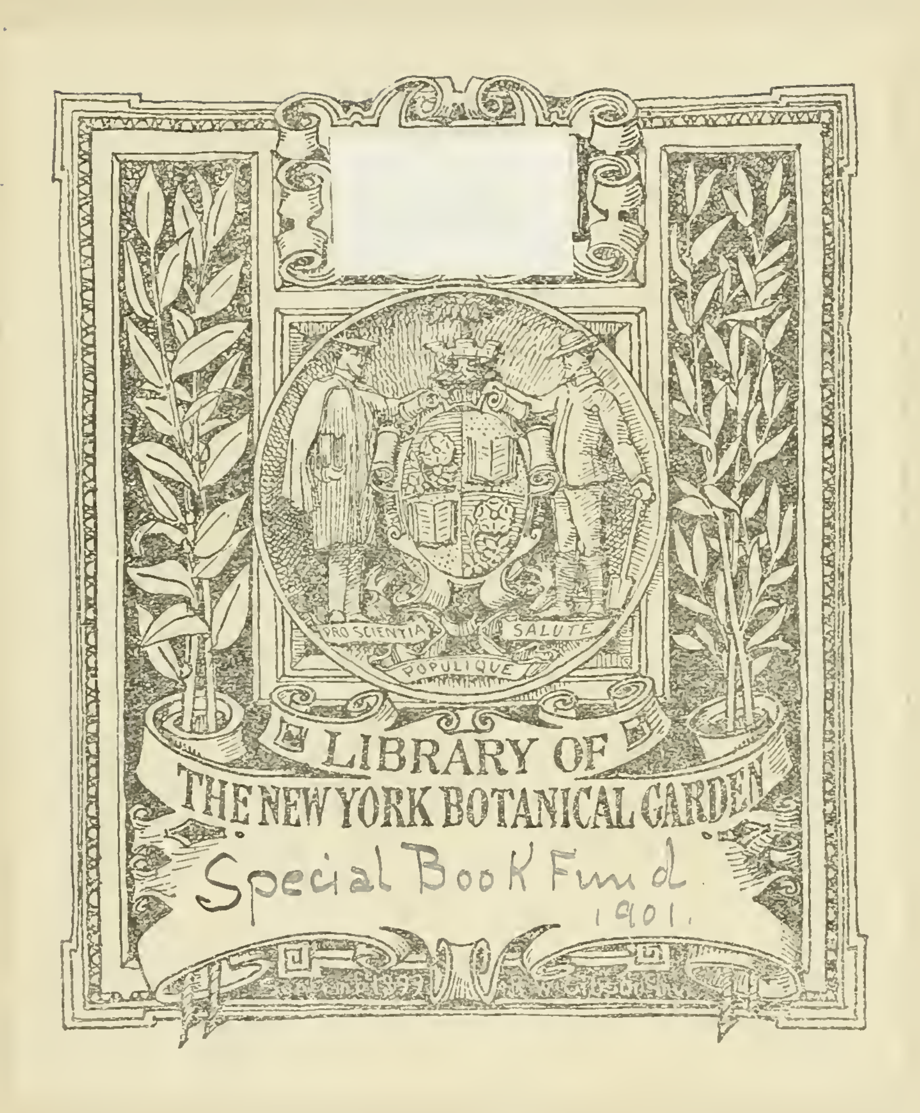



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Special Book Fund
1901.

LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

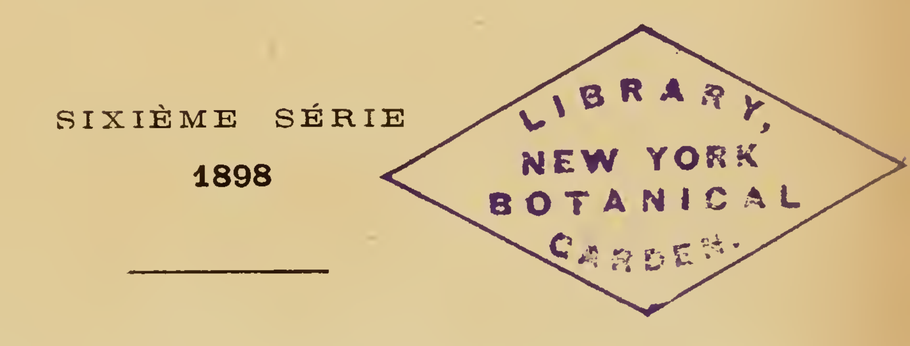
DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

PROFESSEUR DE BOTANIQUE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS

SIXIÈME SÉRIE

1898



PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

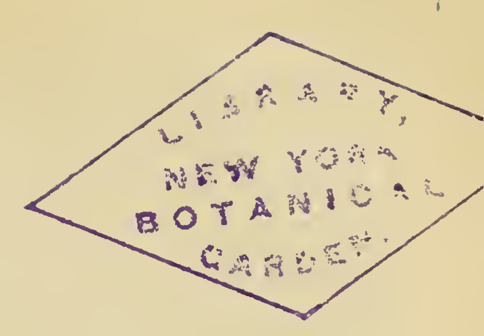
16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 34, RUE DE LA CHAINE

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

Tab. 6



L'INFLUENCE

DU

MODE DE NUTRITION

DANS L'ÉVOLUTION DE LA PLANTE

Par P.-A. DANGEARD

Les progrès accomplis au XIX[e] siècle dans toutes les branches de la Botanique, ont eu pour résultat de multiplier les points de rapprochements entre le règne animal et le règne végétal (1).

Les découvertes les plus récentes sur la cellule, sur les phénomènes intimes de la fécondation, sur le développement des organismes inférieurs, tendent toutes à nous faire admettre une origine commune pour les deux règnes. Il est dès lors intéressant de rechercher cette origine, de se demander lequel des deux règnes a précédé l'autre, d'essayer d'entrevoir la cause qui a provoqué la distinction en animaux et végétaux. On peut se demander pourquoi il y a eu ainsi deux courants principaux qui, partant d'une même source, s'éloignent l'un de l'autre, accentuent leurs différences et donnent finalement des êtres

(1) J. Sachs : *Histoire de la Botanique*, traduction Henri de Varigny, Paris, 1892.

aussi dissemblables par leur organisation et leur manière d'être, que les plantes supérieures et les vertébrés.

Lorsque la pluie tombe sur un de ces hauts plateaux qui séparent deux bassins, c'est une simple différence de niveau qui détermine la direction que prendra la goutte d'eau allant se perdre dans la Méditerranée ou l'Océan; trouvons-nous quelque chose d'analogue au début des deux règnes ?

Nous répondons par l'affirmative; nous pensons que la différenciation en animaux et végétaux correspond aux différences qui se sont manifestées au début de la vie dans le mode de nutrition.

Il peut paraître téméraire de poser la question dans ces termes : nous croyons cependant qu'elle ne peut blesser aucune conviction; la marche de l'évolution tout entière repose sur des idées du même genre : sélection naturelle, adaptations diverses; nous nous bornons à faire intervenir d'une manière plus directe un facteur dont l'importance semble avoir été trop négligée jusqu'ici.

Ce n'est pas d'ailleurs la première fois que nous formulons cette idée (1); elle n'a pas été sans avoir eu déjà quelque influence sur la classification; nous voulons, s'il se peut, entraîner la conviction; nous désirons tout au moins développer notre pensée assez clairement et assez explicitement pour qu'on n'ait plus l'excuse de nous avoir mal compris.

S'il devenait prouvé que l'organisation générale de la plante a été commandée par le « mode de nutrition », nous n'aurions plus la même difficulté à faire admettre son rôle et sa signification à l'origine de la vie; nous allons donc essayer cette démonstration.

Nous n'ignorons pas sur quel terrain nous nous aven-

(1) P.-A. Dangeard : *Notice bibliographique sur nos publications en botanique* (Le Botaniste, 4e série, janvier 1895).

turons; nous nous y sommes engagé presque malgré nous ; en voulant écrire quelques pages d'introduction à un Traité des Champignons, des questions se posaient les unes après les autres et demandaient une réponse. Nous avons cherché les solutions ; nous croyons en avoir trouvé quelques-unes et nous les soumettons à nos lecteurs ; la plupart sont des collègues dans l'enseignement des Universités; ils nous aideront par leurs critiques à faire la part de ce qu'il peut y avoir d'exact et d'utile dans ce mémoire.

Nous aurions voulu donner une place plus grande à la bibliographie ; dans ce but, nous avons parcouru un grand nombre d'ouvrages consacrés à l'évolution, ceux de Darwin, Hæckel, L. Agassiz, de Quatrefages, Spencer, Delage, Perrier, Saporta et Marion, Werworn, Le Dantec, etc.

Les tendances de quelques-uns de ces livres sont nettement matérialistes : nous avons le vif désir que nos idées sur l'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante ne puissent encourir le même reproche.

Aucun des auteurs dont nous venons d'énumérer les noms ne s'est placé au même point de vue que nous, ou, s'il l'a fait, c'est à notre insu. Si certaines de nos conclusions se rapprochent de celles qui ont été formulées par Spencer dans ses « Principes de biologie », on voudra bien reconnaître que nous y sommes arrivé par une voie différente et qui nous est personnelle.

Influence du mode de nutrition.

L'ensemble des végétaux est formé par deux séries d'importance inégale.

La première comprend les plantes dépourvues de chlorophylle : elle est composée des Champignons et de la presque totalité des Bactériacées.

La seconde renferme toutes les plantes colorées en

vert par la chlorophylle : ce sont les Algues, les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Dans les deux séries, la nutrition est superficielle : la digestion et l'absorption ont lieu au contact des surfaces externes ; l'organisme n'introduit à son intérieur que des substances à l'état liquide ou gazeux qui sont ensuite modifiées au sein du protoplasma et incorporées à sa masse.

La nutrition superficielle est un caractère commun à toutes les plantes, de même que la structure cellulaire est un caractère commun à tous les êtres vivants ; mais, tandis que les Champignons ne possèdent que ce mode de nutrition, les plantes à chlorophylle ont, en outre, une nutrition dite « holophytique » ; elle leur permet de fixer dans leurs tissus le carbone de l'air sous l'influence des rayons solaires.

Ces différences dans la nutrition ont déterminé des différences considérables dans l'évolution des deux séries ; elles ont produit deux types d'organisation qui s'éloignent à tel point l'un de l'autre que certains auteurs font des Champignons ou Mycètes un règne à part.

A. — LA SÉRIE INCOLORE

Les Champignons, ne possédant pas de chlorophylle, se sont trouvés dans un état d'infériorité manifeste ; le progrès chez eux ne pouvait venir que d'un *perfectionnement* de la nutrition superficielle et d'un *accroissement* de la surface d'action.

La nutrition s'est ainsi trouvée fonction : 1° de l'étendue de la surface du corps par rapport à son volume ; 2° de la richesse du milieu nutritif ; 3° de l'activité digestive de cette surface.

La première condition s'est montrée la plus impor-

tante ; c'est elle qui a déterminé l'organisation générale de l'appareil végétatif du mycète.

Le corps, dans les Champignons qui se rapprochent le plus du type primitif, est sphérique ; c'est une conclusion qui s'impose à la suite de nos observations sur les Champignons inférieurs.

Nous pouvons donc rechercher comment les espèces sphériques primitives ont pu se modifier dans le courant de l'évolution et essayer d'en déterminer les causes.

Constatons tout d'abord l'impossibilité où se sont trouvés les Champignons d'évoluer en augmentant indéfiniment leur surface sans changer leur forme.

On sait, en effet, que dans la sphère, les surfaces croissent proportionnellement au carré du rayon, alors que les volumes augmentent proportionnellement au cube du rayon ; cela ressort des deux formules : surface sphère $= 4 \pi R^2$; volume sphère $= 4/3 \pi R^3$.

Il en résulte que la forme sphérique n'est avantageuse pour l'espèce que si le diamètre reste faible : l'accroissement de la surface d'absorption, loin de constituer un avantage au point de vue de la nutrition, place l'organisme dans des conditions de vie d'abord moins avantageuses, puis impossibles.

Aussi voyons-nous que tous les Champignons à forme arrondie, ovale ou ellipsoïde, se présentent avec de faibles dimensions ; leur diamètre, comme celui des Sphérites, des Nucléophages (1), des Olpides, etc., oscille en général entre 30 et 80 μ. Pour que cette taille puisse être dépassée, il faut des conditions particulières : c'est alors qu'interviennent les deux autres facteurs intéressant la nutrition générale de l'organisme, à savoir la richesse du milieu nutritif et l'activité plus grande de la digestion. C'est ainsi

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4e série, 6e fascicule, 1896).

que les *Synchytrium* qui réalisent un des termes extrêmes de l'accroissement en volume sous la forme sphérique, arrivent à atteindre un volume de 150 à 200 μ. L'individu, dans ce genre, est placé au milieu d'une cellule nourricière qui renouvelle sans cesse son protoplasma aux dépens des cellules environnantes : il y a là un milieu nutritif par excellence; quant au pouvoir digestif, il doit être considérable, si l'on en juge approximativement par le degré d'irritation parasitaire qui se manifeste par une hypertrophie locale.

L'observation est d'accord avec le raisonnement pour établir que, par suite du mode de *nutrition superficiel,* la différenciation du mycète sous la forme sphérique s'est trouvée limitée.

La forme cylindrique permettait une différenciation plus complète de l'appareil végétatif; dans le cylindre, le diamètre seul change le rapport entre la surface du corps et son volume; la longueur n'a aucune influence ; c'est ce qui ressort des formules : surface cylindre $= 2 \pi R \times H$; volume cylindre $= \pi R^2 \times H$. Il y avait là une voie tout indiquée dans laquelle le mycète s'est engagé, et il l'a parcourue avec tous les perfectionnements qu'elle comportait ; cette considération nous fournit une réponse à beaucoup de questions qui, sans elle, resteraient insolubles.

Le diamètre des cordons mycéliens s'est trouvé naturellement limité comme pour la forme sphérique : il s'est établi également dans chaque espèce, et pour la même raison, un diamètre moyen en rapport avec la richesse du milieu nutritif et l'activité digestive.

C'est ainsi que les plus gros cordons mycéliens ne dépassent guère 60 μ ; on trouve ce cas réalisé dans les *Achlyogeton*, les *Myzocytium*, etc. ; ce résultat n'est obtenu que grâce à un parasitisme s'effectuant dans les cas les plus favorables à la nutrition ; dans les conditions

ordinaires, ces dimensions sont trop grandes ; le rapport entre la surface d'absorption et le volume est trop faible : aussi le diamètre des tubes mycéliens n'atteint guère en général que 10 à 20 μ et il est souvent beaucoup plus faible.

Si le diamètre des tubes n'a pu dépasser certaines dimensions, il n'en est pas de même de la longueur ; une fois le rapport établi dans le cylindre entre le volume et la surface absorbante, la longueur peut s'accroître indéfiniment sans changer ce rapport; c'est par ce moyen que les Champignons ont augmenté leur masse totale dans des proportions considérables qui n'ont souvent pour limite que l'épuisement du milieu nutritif.

Le secret de l'organisation si particulière des Champignons est là : le système végétatif est formé par des filaments simples ou ramifiés ; les tubes pourront rester continus ou se cloisonner ; ils pourront conserver leur indépendance, s'accoler en rhizomorphes ou s'agglomérer en stromes.

D'autres différences tiennent à une adaptation secondaire. Si nous considérons les hyphes d'un *Peronospora* circulant dans les espaces intercellulaires d'un tissu, nous pouvons prévoir la nécessité d'organes spéciaux venant assurer la nutrition superficielle ; en effet, les tubes mycéliens ne pourraient que très difficilement et très imparfaitement emprunter directement aux cellules, à travers leur membrane, la nourriture qui leur est nécessaire : c'est alors qu'interviennent les suçoirs, simples ou ramifiés, qui pénètrent dans ces cellules, plongent dans le protoplasma nourricier et se mettent au contact du noyau. La même nécessité physiologique a entraîné la formation d'organes semblables dans des familles aussi éloignées que le sont les Péronosporées, les Urédinées et les Erysiphées : ce simple fait montre bien l'importance de la nutrition sur la formation des organes ; il

montre également que, pour des conditions identiques, l'organe produit a été de même nature.

On pourrait en dire autant sans doute du système nourricier des Chytridiacées épiphytes; seulement, comme le gain à réaliser est relativement considérable, les filaments suçoirs ont un diamètre très faible et par suite une surface absorbante très grande par rapport au volume du parasite ; de cette façon, une partie de la surface totale, celle du sporange, a pu rester inactive.

Nous allons voir maintenant quel a été le résultat des *différences d'activité* dans le fonctionnement des surfaces absorbantes aux divers points de l'organisme.

Chez les formes sphériques primitives, ces différences sont nulles : la surface digestive s'accroît également dans tous les points ; il ne s'établit pas davantage de différence dans le protoplasma du corps ; tous les noyaux se ressemblent et ont une valeur égale. Lors de la formation des éléments reproducteurs, tout le protoplasma et tous les noyaux sont utilisés ; il se produit une simple fragmentation ; la mort, en tant que *destruction* du protoplasma et des noyaux, ne semble pas exister encore : ces espèces sont immortelles (1).

Cela n'existe plus lorsqu'on envisage les formes cylindriques qui ont succédé aux premières ; la surface a continué encore quelque temps à s'accroître dans tous ses points à la fois ; les avantages signalés plus haut persistent ; mais cela n'a eu que peu de durée. Nous voyons que de bonne heure, dans l'évolution, le mycéte a limité son accroissement aux extrémités du corps ; de la sorte, il a pu épaissir ses membranes en arrière et renouveler constamment sa surface active en avant. A

(1) La mort par accident, qui est d'une fréquence extrême chez tous les organismes inférieurs, est ici hors de question.

mesure que le filament mycélien s'allonge, l'action des surfaces anciennes sur les aliments s'émousse, diminue et peut finir par disparaître ; mais de nouvelles se forment constamment et entrent en activité aux extrémités du thalle.

Ce simple fait semble avoir produit une répercussion considérable sur l'organisme tout entier. En effet, la nutrition superficielle ne peut se faire normalement dans les parties anciennes, la membrane est épaissie, usée, incapable de fonctionner régulièrement ; il en résulte qu'une distinction tend à s'établir dans la masse du protoplasma et dans les noyaux ; c'est seulement aux extrémités en voie de croissance que la vitalité se maintiendra dans son intégrité, maintenue et conservée par une nutrition régulière, alors que dans les parties plus âgées, cette vitalité tend à disparaitre par une diminution progressive suivie d'une disparition plus ou moins complète de la nutrition.

C'est là, selon nous, la cause pour laquelle le protoplasma n'a pas conservé partout ses attributs primitifs, c'est-à-dire l'immortalité ; celle-ci est restée l'apanage des organismes les moins différenciés ; la mort s'est introduite dans l'organisme, au courant de l'évolution, par une *inégalité de nutrition*, et cette dernière elle-même résulte d'une *localisation* de la fonction, en vue d'un perfectionnement de l'être.

Si l'*inégalité* de nutrition est bien la cause de la séparation du protoplasma en parties d'inégale valeur dont les unes continuent à vivre, alors que les autres se détruisent, nous devons admettre que, dans les cas où la nutrition s'opère également bien partout, la séparation n'a pas lieu.

Comparons à ce point de vue les Bactériacées aux Champignons ; les résultats en sont instructifs.

Chez les Bactériacées, les formes sphériques restent naturellement en dehors de la question comme dans les

Champignons ; elles sont immortelles ; il ne se produit pas d'inégalité dans la nutrition et par suite de différences dans la nature et le sort ultérieur du protoplasma. Les formes filamenteuses seules peuvent être comparées au système végétatif des Champignons ; or, chez les Bactériacées, l'accroissement n'est pas localisé aux extrémités ; il continue à se faire également dans tout l'ensemble; le protoplasma est donc soumis partout à des conditions identiques quant à l'activité de la surface digestive ; aussi n'observe-t-on pas de différences dans la manière dont se comportent les divers éléments au point de vue de la nutrition superficielle ; la division est seulement plus ou moins rapide selon la richesse du milieu nutritif ; la mort naturelle est inconnue dans ce groupe : c'est ce que nous voulions établir.

Nous allons rechercher maintenant si quelques champignons, dans la série ascendante, ne présentent point, par exception, un mode d'accroissement semblable à celui des espèces primitives ; si, comme dans ces dernières, la nutrition continuait à s'y faire également par toute la surface, elles devraient, dans le cas où nos idées seraient justes, jouir elles-même de l'immortalité ou tout au moins d'une grande longévité.

Considérons à ce point de vue les éléments de la Levure : ce sont des cellules ovales ou arrondies ; on y trouve sous la membrane une couche pariétale de protoplasma renfermant un noyau nucléolé et limitant une grande vacuole. A un moment donné, on voit apparaître à la surface un bourgeon qui se trouve rattaché à la cellule-mère par un petit pédicule ; le noyau de la cellule-mère se divise, et l'un des noyaux, s'engageant dans le pédicule, se rend dans la cellule-fille ; celle-ci grossit, se détache de la cellule-mère, mène une vie indépendante et bourgeonne à son tour; le bourgeonnement est d'autant plus actif que le milieu nutritif est lui-même plus

favorable au développement. En somme, il n'y a guère de prise à une inégalité dans la nutrition pour chaque cellule considérée en particulier; théoriquement, nous ne voyons aucune raison pour que la mort survienne.

Il est assez probable cependant qu'elle se produit au bout d'un temps plus ou moins long pour toute cellule-mère, parce que l'on conçoit fort bien que la membrane ne se renouvelant pas comme dans les espèces primitives à sporange, elle ne puisse plus au bout d'un certain temps remplir ses fonctions; il n'en reste pas moins établi que la proportion de substance vivante immortelle est, dans ces organismes, énorme par rapport à la substance présumée mortelle.

Il nous est même impossible, en ce qui concerne les Levures, d'affirmer que la mort est nécessaire, car l'argument fourni plus haut n'a qu'une valeur relative ; à un certain moment, en effet, les membranes peuvent se renouveler; sous la membrane primaire, la cellule-mère se divise en plusieurs cellules-filles, munies chacune d'une membrane de nouvelle formation. Observerait-on directement une destruction de cellules, au bout d'un certain nombre de générations, comme dans les cas de sénilité cités par Maupas chez les Infusoires (1), qu'il serait toujours possible d'incriminer le milieu nutritif et les conditions de l'expérience.

On peut donc affirmer que, si la Levure n'est pas immortelle, elle a du moins la possibilité de l'être.

En cherchant bien, peut-être trouverait-on d'autres cas analogues; il n'est même pas impossible que la notion d'immortalité puisse s'appliquer à certaines phases d'un organisme : je veux parler des conidies bourgeonnantes des Ustilaginées qui, comme l'a montré Brefeld, peuvent

(1) Maupas : *Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés* (Archiv. Zool. expér. et génér., 2e série, VI).

se multiplier à la façon des Levures (1). Toutefois il faut bien reconnaître que l'argument tiré de l'usure de la membrane d'enveloppe conserve ici toute sa valeur, car, pour ces conidies, on n'a pas observé de formations analogues aux asques ; pour admettre une immortalité possible, il faudrait qu'à un moment donné, tout le protoplasma d'une conidie passât, avec son noyau, dans le nouveau bourgeon.

Revenons maintenant à l'influence qu'a pu avoir chez les Champignons l'inégalité de nutrition aux divers points du filament mycélien ; on peut s'expliquer d'abord assez facilement la façon dont elle a pris *naissance*. Supposons un organisme mycélien filamenteux dans un milieu nutritif non parcouru par des courants tendant à le maintenir constamment homogène ; la croissance n'aura pas lieu ou sera très réduite dans les parties anciennes où l'aliment fait défaut ; elle se localisera dans les parties terminales où l'aliment est présent et sollicite l'organe. L'accroissement terminal et centrifuge s'est ainsi substitué peu à peu et plus ou moins complètement à l'accroissement intercalaire. Ces différences dans la nutrition aux divers points des tubes mycéliens se sont traduites naturellement par une inégalité dans la composition du protoplasma et des noyaux ; c'est aux extrémités des tubes en voie de croissance que se trouve en général le protoplasma le plus dense, le plus homogène, le plus sensible aux réactifs colorants ; c'est là également que les noyaux sont le plus riches en chromatine et conservent le pouvoir de se diviser indéfiniment ; c'est à partir de ce moment que se produit la différence entre l'appareil reproducteur et l'appareil végétatif qui va s'accentuant de plus en plus ; certains noyaux, avec le protoplasma qui les contient, se séparent de la masse commune et donnent naissance

(1) Brefeld : *Botanische Untersuchungen über Hefenpilze*, Heft V, Die Brandpilze, Leipzig, 1883.

aux éléments reproducteurs. Cette distinction n'est pas sans entraîner quelques destructions partielles : c'est ainsi que, dans les Mucorinées, sous les sporanges qui renferment les spores, nous trouvons dans la columelle et le tube fructifère une assez grande quantité de noyaux accompagnés d'un peu de protoplasma, le tout destiné à disparaître. On ne peut pas dire que cette partie de l'individu meurt, parce qu'elle est d'une autre nature que le reste ; si elle pouvait, par la nutrition, réparer ses forces, elle continuerait de vivre. La preuve en est fournie par les *Achlya* et les *Saprolegnia ;* le protoplasma et les noyaux, abandonnés sous la cloison, lors de la formation du sporange, ne meurent pas ; le système végétatif fournit de nouveaux éléments qui s'ajoutent à ces derniers ; un second sporange se développe à l'intérieur du premier ou latéralement.

En général, un grand nombre d'éléments nucléaires avec le protoplasma qui les entoure se trouvent détruits dans le système mycélien d'un champignon, mais c'est toujours par un défaut de nutrition qui résulte soit de l'épuisement du milieu, soit de la disposition des organes.

Il y a aussi la *lutte pour la vie* qui s'exerce à l'intérieur de l'organisme lui-même, comme entre les espèces.

Les résultats de ce nouveau facteur sont d'autant plus importants que la différenciation est plus avancée ; ses effets sont surtout manifestes dans les Champignons à structure cloisonnée : la nutrition inégale a produit des différences dans la composition du protoplasma et celle des noyaux ; les diverses portions du corps ont acquis des énergies différentes ; elles persistent même en l'absence de la cause première qui les a provoquées : c'est ainsi que les cellules terminales peuvent, en dehors d'un milieu nutritif, conserver leurs propriétés ; elles empruntent leurs matériaux aux cellules voisines qui s'épuisent de plus en plus. Les phénomènes d'osmose expliquent ce

mouvement des substances nourricières vers les extrémités en voie de croissance ; il en résulte que, dans un système cloisonné, la vie se concentre aux extrémités des tubes, elle abandonne peu à peu les parties anciennes ; celles-ci perdent leur protoplasma ; les noyaux eux-mêmes finissent par se désagréger, après avoir cédé la plus grande partie de leur substance. La mort partielle des éléments de la plante se produit non seulement parce que ces éléments n'ont plus les aliments à leur portée ou ne peuvent plus les utiliser, mais surtout parce que leur propre protoplasma a servi à la nourriture d'autres éléments plus vigoureux ; ces derniers qui, dans la majorité des cas, occupent l'extrémité des rameaux conservent les propriétés de l'espèce et les transmettent à des spores que l'on peut distinguer en zoospores, conidies, oïdies, etc.

Nous venons de voir l'influence du mode de nutrition sur la *forme* du thalle, sur ses *dimensions*, sur sa *croissance*, sur la *destinée* de ses éléments, sur la *formation* des corpuscules reproducteurs de nature asexuelle ; mais d'où vient la sexualité ?

Le développement d'un champignon peut comporter en effet non seulement l'existence d'individus produisant des spores (sporophytes), mais aussi celle d'individus portant des gamètes (gamétophytes).

Il semble que si la nutrition eût été assurée d'une manière constante aux espèces, la sexualité n'existerait pas, du moins telle que nous la connaissons, or, tout au contraire, les individus ont à compter sur de longues périodes de jeûne, soit que le milieu dans lequel elles se trouvent se dessèche ou s'épuise ; pour parer à ce danger, le premier moyen employé a été l'enkystement. Les organismes primordiaux sont très probablement dépourvus de sexualité ; ils ne possèdent que des kystes dont la vitalité se conserve pendant des mois et des années, en l'absence de toute nourriture ; ce moyen de protection est loin d'être parfait

cependant, car, dans les kystes, ce sont des individus atteints par l'épuisement progressif du milieu, qui doivent s'arranger de manière à supporter une longue privation de nourriture : ils représentent en général le dernier terme d'une végétation languissante : ce sont de mauvaises conditions pour la conservation et le perfectionnement de l'espèce. Il n'est donc pas étonnant de constater que, dans les groupes où l'enkystement assure seul la perpétuité de l'espèce, l'évolution est lente et de très faible amplitude ; il suffit de citer les Bactériacées, Cyanophycées, Myxomycètes, etc.

Or, si nous envisageons la sexualité aux divers niveaux où elle apparait, on voit qu'elle remplace ou supplée l'enkystement, qu'il s'agisse des Algues ou des Champignons. Avant de passer à l'état de repos, le protoplasma ne trouvant pas dans son milieu les réserves qui lui sont nécessaires pendant la période de jeûne, procède par « autophagie » ; deux individus se mangent réciproquement pour le bien commun. La sexualité est si générale, elle s'effectue dans des conditions tellement identiques chez les animaux et les végétaux, qu'elle doit avoir eu sa source dans une nécessité de premier ordre comme celle qui vient d'être indiquée ; par ses caractères, elle rappelle encore exactement les phénomènes de nutrition qui l'ont rendue nécessaire ; il y a une addition de substance, une incorporation de protoplasma par un autre. Que l'on observe la reproduction sexuelle à son début chez les Algues et chez les Champignons, on verra qu'il en est bien ainsi ; qu'il s'agisse d'un *Chlamydomonas* ou du *Polyphagus Euglenae*, deux individus entiers s'unissent en un seul pour constituer un œuf ; celui-ci sera chargé de traverser la période de jeûne au lieu et place d'un kyste ordinaire ; de plus, comme sa composition participe de deux individualités plus ou moins différentes, une large porte est ouverte à la variation (amphimixie de Weismann).

L'organisme végétal ou animal, ayant trouvé un avantage manifeste à cette « autophagie » primitive, l'a conservée ensuite à tous les niveaux de l'évolution, alors même que les besoins de la nutrition ne l'exigeaient plus aussi impérieusement; mais elle ne s'effectue dans les espèces pluricellulaires qu'entre certaines cellules dites « cellules sexuelles »; les individus qui les produisent sont des gamétophytes, s'il s'agit de plantes, des gamétozoaires, s'il s'agit d'animaux.

Il ne faut pas s'étonner que les phénomènes intimes de la fécondation se ressemblent complètement chez les représentants les plus élevés des deux règnes ; ils tiennent cette ressemblance de leurs ancêtres communs les Flagellés, où l'on trouve encore l'hétérogamie à côté de l'isogamie primitive.

En ce qui concerne les Champignons, les variations de l'autophagie sont beaucoup plus accentuées : cela tient à ce que l'organisme mycélien est resté d'abord sans se cloisonner dans tout le groupe des Siphomycètes; la reproduction sexuelle s'y est essayée dans plusieurs directions, comme en témoignent les Ancylistées, les Mucorinées et les Saprolégniées. Lorsque l'organisation du Champignon s'est rapprochée de la structure cellulaire, l'impulsion primordiale était faussée ; la partie essentielle du phénomène seule persistait (1).

On pourrait faire une constatation analogue pour les Infusoires qui marquent également une déviation de la sexualité ordinaire (2).

B. — LA SÉRIE DES CHLOROPHYTES

Les plantes vertes, grâce à la nutrition holophytique qui s'est surajoutée à la nutrition superficielle, présen-

(1) Consulter les divers mémoires publiés sur ce sujet dans le *Botaniste* (séries III-V).

(2) Maupas : *loc. cit.*

tent dans leur évolution une supériorité très marquée sur les Champignons : elles ont fini par acquérir un type d'organisation uniforme comprenant des feuilles, une tige, une racine, des rameaux ; la différenciation de ces organes a été sous la dépendance de la fonction chlorophyllienne ; la nutrition superficielle n'a joué là qu'un rôle secondaire.

Essayons de retracer, comme nous l'avons fait pour les Champignons, les diverses phases de l'évolution des Chlorophytes, en commençant par les Algues.

I. — *L'évolution des Algues.*

Le point de départ est à peu près le même ; les Algues se relient comme les Champignons aux Flagellés (1) ; elles débutent par des formes plus ou moins voisines de la sphère.

Les exigences de la nutrition superficielle ont réduit les mycètes de forme sphérique à un nombre relativement restreint de genres et d'espèces ; il n'en est pas de même chez les Algues : l'assimilation chlorophyllienne étant venue fournir un appoint considérable à la nutrition générale, la question du milieu nutritif est devenue secondaire ; les espèces ont pu se contenter le plus souvent de l'eau ordinaire et des quelques substances organiques et minérales qui s'y trouvent en solution ; elles se sont même développées sur le sol là où elles rencontraient une humidité suffisante.

On reste véritablement confondu lorsqu'on voit le nombre incalculable des formes qui sont dérivées de la cellule sphérique du début, lorsqu'on envisage les Chlamydomonadinées, Volvocinées, Eugléniens, Palmellacées, Pleurococcacées, Desmidiées, Diatomées, etc. ; on recule devant la recherche des causes secondaires qui ont pu

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Algues inférieures* (Annales des sciences natur., Bot., t. VII).

produire de telles variations et rendre héréditaires des ornementations aussi compliquées par exemple que celles qui exercent la sagacité des diatomologues.

Bornons-nous aux grandes lignes et constatons d'abord que la taille chez ces espèces n'a pu dépasser certaines limites, fixées, comme chez les Champignons, par les rapports qui existent entre la surface d'accroissement et le volume du corps dans la sphère et les formes voisines (1); ces limites sont naturellement plus larges, l'assimilation chlorophyllienne n'étant qu'indirectement atteinte par l'augmentation de volume du corps : dans ces conditions, celui-ci aurait pu grossir davantage, si l'appoint fourni par la nutrition holophytique n'avait été contrebalancé par une diminution de la nutrition superficielle.

Cette augmentation moyenne du diamètre qui a été ainsi rendue possible par la présence de la chlorophylle, se retrouve lorsque les formes cylindriques apparaissent : on peut dire que si, d'une manière générale, les filaments d'Algues ont atteint un diamètre supérieur à celui des tubes mycéliens, cela est dû à la nutrition holophytique.

Ce mode de nutrition explique naturellement aussi pourquoi la plupart des Algues ne sont pas parasites. On n'observe guère çà et là que des cas de symbiose, comme ceux qui nous sont offerts par les gonidies des Lichens, par les Zoochlorelles et les Zooxanthelles qui colorent en vert ou en jaune les tissus animaux, par certaines Cyanophycées qui vivent à l'intérieur des feuilles d'*Azolla* et des racines de *Cycas*. Il est parfois difficile d'établir une limite précise entre la symbiose et le parasitisme en ce qui concerne d'autres espèces épiphytes ou endophytes, telles que les Endosphéracées (2), les *Mycoïdea*, les *Phyl-*

(1) Henneguy : *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896, p. 267.

(2) G. Klebs : *Beitrage Zur Kenntnis neiderer Algenformen* (Bot-Zeitung, 1881).

losiphon, *Blastophysa* (1), etc. Pour rencontrer une digestion superficielle vraiment comparable à celle des Champignons, il faut s'adresser à un groupe d'Algues perforantes, qui se développent et se ramifient à l'intérieur des coquilles marines ou fluviales ; placées dans des conditions défectueuses au point de vue de la nutrition holophytique, elles reviennent à la digestion superficielle et leur thalle est en général filamenteux (2).

Les formes sphériques d'Algues ont donné naissance à des formes cylindriques et à des formes lamelleuses.

Les premières ont été produites sous l'influence des mêmes nécessités de nutrition que nous avons signalées à propos des Champignons ; une distinction cependant s'impose. Dans les Champignons, la structure non cloisonnée du thalle est un caractère primitif que ces organismes tiennent de leur parenté avec les Monadinées zoosporées ; la structure cloisonnée n'a fait son apparition qu'assez tard aux dépens de la première. Il en est autrement chez les Algues où les deux structures apparaissent en même temps et se développent parallèlement.

Dans les Siphonées, nous assistons à toutes les modifications possibles de la structure cylindrique continue. Avec les *Codiolum* et les *Botrydium*, nous touchons aux formes cylindriques primitives où tout le protoplasma est utilisé dans la reproduction pour la formation de zoospores asexuées ou sexuées. Avec les *Vaucheria*, nous trouvons de longs tubes simples ou ramifiés ; un fragment quelconque du corps peut, comme chez les Mucorinées, dans des conditions favorables, reproduire un nouveau thalle : les zoospores sphériques avec leurs nom-

(1) J. Huber : *Contribution à la connaissance des Chætophorées épiphytes et endophytes* (Ann. sc. nat., VII[e] série, Bot., t. XVI, 1892).

(2) Bornet et Flahaut : *Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques* (Bulletin Soc. Bot. de France, t. XXXVI, 1889).

breux cils sont l'équivalent d'un sporange tout entier. Chez les *Phyllosiphon*, le tube se ramifie dans les espaces intercellulaires des feuilles, à la manière d'un mycélium de *Peronospora*. Dans les *Bryopsis*, on se trouve en présence d'un petit arbuscule avec un système de rhizoïdes, un axe principal et des rameaux de divers ordres. Avec les *Caulerpa*, la complication est poussée beaucoup plus loin encore, le tube se différencie en un système de stolons, de rhizoïdes et de lames qui ressemblent à des feuilles. Dans les Valoniacées, on assiste à un cloisonnement de ces tubes qui s'agencent de la manière la plus variable dans les divers genres. Ce rameau des Siphonées se termine en cul-de-sac : son organisation ne se prêtait guère aux exigences de l'évolution qui tendait à la complication de l'organisme et à la localisation des fonctions.

Il est assez naturel de le comparer au groupe des Siphomycètes parmi les Champignons ; on y trouve presque partout des sporanges qui rappellent ceux des Chytridiacées et des Saprolégniacées ; malheureusement, la reproduction sexuelle n'y est pas suffisamment connue ; c'est elle qui servira à déterminer une séparation plus nette des diverses familles ; remarquons toutefois que chez les *Vaucheria* où elle a été suffisamment étudiée, ses caractères la rapprochent de celle des Péronosporées (1).

Les Algues filamenteuses cloisonnées marquent une autre tendance dans l'évolution des Algues et on peut concevoir leur origine de la manière suivante. Parmi les Algues inférieures, beaucoup, au lieu de s'allonger directement en un tube comme les *Codiolum*, *Ophiocytium*, *Sciadium*, ancêtres des Siphonées, se sont multipliées par *simple*

(1) Oltmanns : *Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei Vaucheria* (Flora, 1895, p. 388).

bipartition ; c'est un caractère primitif qu'elles tiennent des Flagellés ; il en est résulté des agencements différents selon les genres ; dans beaucoup de cas, les cellules sont restées groupées en amas plus ou moins considérables connus sous le nom de colonies palmelloïdes ; le thalle adulte des *Tetraspora*, par exemple, représente une très grosse colonie palmelloïde. Il est facile de comprendre que cette disposition, poussée à l'exagération, est tout aussi défavorable à la nutrition superficielle qu'à la nutrition holophytique. L'Algue a employé deux moyens principaux pour concilier son mode de multiplication avec les exigences de sa nutrition ; les cellules-filles se sont ajustées en un filament ou bien se sont disposées en membrane. Il suffit, pour le constater, de jeter un coup d'œil sur tous les rameaux qui se détachent des formes unicellulaires primitives ou les continuent (Cyanophycées, Diatomées, Conjuguées, Ulvées, Bangiacées, Confervacées, etc.) ; nous y voyons les formes cylindriques souvent associées dans le même groupe aux formes lamelleuses.

Si la forme du corps s'est rapidement et profondément modifiée sous l'influence des exigences de la nutrition, il n'en a pas été de même du mode de reproduction. Dans les organismes primordiaux, on assiste à des essais ; la multiplication par simple bipartition coexiste avec la reproduction par sporanges dans plusieurs espèces telles que les *Vampyrella, Monas amyli*, etc. ; mais cela dure peu et c'est, selon la direction de l'évolution, l'un ou l'autre de ces modes qui persiste et devient normal ; il se produit même une transition entre les deux : les zoospores d'un sporange pourront provenir de bipartitions successives remplaçant la division simultanée du contenu.

Dès lors, ces tendances étant une fois acquises, elles se transmettent, peu ou point modifiées, toujours reconnaissables, à travers toutes les complications de l'orga-

nisme ; elles deviennent l'un des meilleurs guides dans la recherche des affinités ; si des changements profonds s'y produisent, ce n'est que dans des conditions exceptionnelles, elles attestent une modification correspondante du milieu.

Ainsi chez les Champignons, le passage de la vie aquatique à la vie aérienne a eu pour conséquence la disparition graduelle des sporanges (Péronosporées) et leur remplacement par des conidies ; mais, tous les Champignons aquatiques possèdent la reproduction par sporanges et zoospores qu'ils tiennent de leurs ancêtres les Monadinées zoosporées.

Le mode de reproduction continue donc à rappeler l'origine d'un groupe, alors que l'organisme est plus ou moins différencié ; chez les Champignons, il indique nettement un point de départ commun pour l'embranchement tout entier.

Il en est différemment chez les Algues, et si on veut comprendre leur évolution si disparate, il faut supposer plusieurs points de contact avec les Flagellés à des niveaux différents (1). Dans les Flagellés, nous observons, avec les Monadinées zoosporées, la reproduction par sporanges à division simultanée ; d'autres Flagellés, comme les *Monas*, les *Cercomonas*, *Dimorpha*, etc., ne se reproduisent que par une série de bipartitions ; quelques-uns, comme les *Polytoma*, ont des sporanges dans lesquels le protoplasma subit des divisions successives. Ces divers modes se retrouvent dans les Algues primitives ; le dernier surtout est très répandu, montrant incontestablement que le rameau principal s'est détaché au niveau des *Polytoma* par les Chlamydomonadinées ; il s'est continué à travers les Chlorophycées, et on peut supposer,

(1) G. Klebs : *Flagellatenstudien*, I-II (Zeit. fur wiss. zoologie, Bd. LV, Heft 2-3, 1892), et divers mémoires publiés par nous dans le *Botaniste*.

non sans raison, que c'est lui qui a donné naissance aux Muscinées et aux plantes supérieures. La reproduction sexuelle, il n'est pas inutile de le remarquer, existait dans ce rameau dès le point de départ avec ses caractères principaux, et l'isogamie qui s'est trouvée associée à l'hétérogamie au début, avec les Chlamydomonadinées et les Volvocinées, va persister chez les Algues pour disparaître complètement plus tard et faire place à l'hétérogamie.

Un autre rameau a eu une destinée bien différente ; il s'agit des Cyanophycées ; les *Monas* ou des organismes très voisins ne lui ont transmis que la propriété de diviser ses cellules par bipartition ou de les transformer en kystes ; on n'y trouve aucune trace de reproduction sexuelle ou asexuelle; il se termine en cul-de-sac, peut-être parce qu'il n'a pas su arriver à former des œufs.

Nous pourrions peut-être encore essayer de chercher, par le même moyen, la raison d'être du développement des Bactériacées, des Desmidiacées, etc.; cela rentre plutôt dans le cadre d'un Traité des Algues et, il faut bien l'avouer, nos connaissances sont encore insuffisantes pour démêler cet écheveau fort embrouillé.

Contentons-nous de dégager, autant qu'il est possible, l'influence de la nutrition sur l'organisation générale.

Nous avons vu comment, chez les Champignons, l'inégalité du milieu nutritif a entraîné une inégalité d'accroissement du thalle ; la croissance s'est localisée tout naturellement aux extrémités qui se trouvaient en contact avec l'aliment; elle est devenue terminale.

L'eau dans laquelle vivent les Algues constitue un milieu que l'on peut considérer comme très homogène : il est susceptible de s'appauvrir plus ou moins dans son ensemble, mais il ne peut guère varier dans sa composition aux différents points. Si la nutrition superficielle avait existé seule chez ces organismes, la croissance, d'une manière générale, serait restée intercalaire. Mais il y a

lieu de tenir compte de l'influence de la nutrition holophytique : l'assimilation chlorophyllienne varie nécessairement d'intensité selon l'épaisseur de la couche d'eau que la lumière doit traverser avant d'atteindre les cellules: les plus voisines de la surface seront privilégiées et se diviseront plus activement ; ainsi, la croissance terminale prend naissance, chez les Algues, non plus, comme chez les Champignons, par une inégalité de la nutrition superficielle, mais par une inégalité de la nutrition holophytique.

La plupart des Algues inférieures savent se soustraire aux effets d'une assimilation chlorophyllienne inégale.

Sans parler des Algues unicellulaires possédant des flagellums, il existe beaucoup d'espèces filamenteuses appartenant aux Diatomées, aux Cyanophycées, etc., qui se déplacent et se portent du côté de la lumière ; les Conjuguées peuvent monter à la surface de l'eau, grâce aux bulles d'oxygène qui les entourent et leur servent de flotteur lorsque l'assimilation chlorophyllienne est active ; il en est de même de beaucoup de Conferves : d'autres qui vivent sur le sol humide sont également à l'abri d'une nutrition holophytique inégale.

Aussi, dans toutes ces Algues, la croissance continue-t-elle à se faire à peu près de même dans tous les points ; elle est intercalaire.

Ce fait a une très grande importance comme chez les Champignons ; il entraîne une égalité de nutrition dans tout l'organisme ; si elle était complète, toutes les cellules devraient être semblables et posséder les mêmes propriétés ; de plus, il n'y aurait pas de raison pour que la mort s'introduisît, sinon accidentellement, dans le cycle du développement. Ce sont les résultats que nous constatons au moins approximativement ; toutes les cellules du thalle restent capables de fournir en se divisant un nouvel indidu (Cyanophycées, Diatomées, Conjuguées,

beaucoup de Confervoïdées, etc.) ; souvent aussi toutes les cellules d'un thalle sont aptes à se transformer en sporanges (Ulotrichées, Ulvées, etc.), ou à fournir des gamètes (Conjuguées, etc.).

La croissance terminale qui va modifier, comme chez les Champignons, si profondément tout l'organisme est due à l'inégalité de la nutrition holophytique : il est facile de le comprendre. Considérons les Algues filamenteuses qui se sont fixées dans l'eau à un support quelconque ; elles ont une tendance à se diriger du côté de la lumière ; à mesure qu'elles se rapprochent de la surface de l'eau, les cellules terminales plus favorisées que les autres par la nutrition holophytique se divisent plus activement ; la croissance terminale a fait son apparition, et dès lors l'équilibre qui subsistait à grand'peine entre les cellules se trouve détruit. Une conséquence en amène une autre ; les cellules terminales, mieux nourries, vont posséder un protoplasma plus dense que les autres ; en vertu des lois de l'osmose, il se produira vers ces cellules un courant qui sera plus ou moins actif, selon la quantité et la nature des substances osmotiques contenues dans le protoplasma et aussi la perméabilité et la structure des cloisons de séparation. La *lutte pour la vie* est entrée au sein des tissus ; ce sont les cellules les plus vigoureuses qui auront raison des autres, et cela en vertu de simples lois physiques. C'est là l'origine de la différenciation des tissus ; elle devient de plus en plus marquée à mesure que l'organisme se complique. On peut prévoir dès ce moment que beaucoup de cellules vont s'épuiser, devenir incapables de divisions ultérieures, perdre leur protoplasma et leurs noyaux ; une séparation se produira entre les cellules reproductrices et les cellules végétatives ; les sporanges et les autres appareils reproducteurs auront une tendance à se localiser dans les parties terminales du thalle.

N'est-ce pas ce qu'on observe en réalité? Le phénomène commence à se manifester dans les Chætophoracées et les Cladophorées d'une manière très nette ; il ne fait que s'accentuer par la suite.

L'inégalité de la nutrition devient en effet de plus en plus grande. Les exigences de la digestion superficielle ont condamné les Champignons à se contenter de la forme filamenteuse ; l'assimilation chlorophyllienne n'a pas imposé de ces nécessités ; elle peut se produire à travers plusieurs épaisseurs de cellules ; aussi l'Algue a-t-elle pu grouper ses filaments en faisceaux et, d'autre part, constituer des expansions membraneuses à plusieurs assises de cellules ; c'est ainsi que, parmi les Algues supérieures, nous trouvons des thalles qui s'allongent en cordon ou en lame et d'autres qui se dressent en arbuscules avec des axes de divers degrés et des expansions foliacées. Les assises superficielles sont toujours restées naturellement les plus favorisées pour la nutrition ; il est même arrivé ceci, c'est que les cellules les plus profondes n'arrivant plus dans quelques cas à profiter de l'assimilation chlorophyllienne, se sont dispensées de produire de la chlorophylle; elles sont revenues à l'état incolore ; elles doivent dans ce cas constituer pour l'organisme des sortes de cellules parasites. L'Algue, il est vrai, les utilise fréquemment à titre d'éléments de soutien ou d'éléments conducteurs (1).

Avec ces différences dans la nutrition de chaque cellule et la spécialisation des fonctions qui en résulte, nous sommes loin des Algues filamenteuses ou membraneuses, dans lesquelles chaque cellule est capable de donner naissance à un nouvel individu ; la nécessité des destructions partielles ou totales s'impose, et la mort étend

(1) Wille : *Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einigen Florideen*, Halle, 1887.

son action sur un large domaine dont les limites ne peuvent pas encore être fixées avec certitude. Nous n'avons pas, du moins à notre connaissance, de renseignements sur les résultats que pourraient fournir, par exemple, dans ce groupe, le greffage et le bouturage, appliqués aux espèces les plus différenciées. Au point de vue théorique, ces sortes d'études présenteraient pourtant de l'intérêt.

En résumé, l'évolution des Algues a été intimement liée, comme celle des Champignons, au mode de nutrition ; nous avons essayé de faire ressortir la part prépondérante de la nutrition holophytique dans cette évolution.

II. — *L'évolution des Cormophytes.*

L'habitat aquatique rend inutile une localisation de la nutrition superficielle et de la nutrition holophytique sur des organes spéciaux ; aussi, chez les Algues, même les plus élevées en organisation, les deux modes de nutrition restent-ils confondus ; on trouve bien à la vérité çà et là dans les différents groupes des rhizoïdes ou crampons ; mais on doit les considérer en général plutôt comme des organes de fixation que comme des organes d'absorption.

Lorsque l'organisme végétal prend possession de la terre ferme, il se produit une adaptation à ce nouveau milieu qui entraîne la formation de la plante feuillée ; la nutrition superficielle ne peut s'exercer en effet que dans le sol ; la nutrition holophytique ne peut agir que dans l'air : ainsi se trouve amenée une localisation de ces deux modes de nutrition qui a eu pour résultat la différenciation des divers organes des Cormophytes, c'est-à-dire des feuilles, tiges, rameaux, racines, poils absorbants.

Les Cormophytes inférieurs sont représentés par les Muscinées et les Cryptogames vasculaires : on admet que les Algues ont donné naissance aux Muscinées ; ces der-

nières à leur tour se continueraient par les Cryptogames vasculaires.

Nous comprenons la filiation d'une autre manière : les Muscinées et les Cryptogames vasculaires sont deux groupes qui ont un point de départ commun parmi les Algues ; ils représentent deux rameaux différents de l'évolution.

Il est très important, pour élucider cette question capitale, de pouvoir connaître au moins approximativement les caractères des algues sur lesquelles s'est effectuée l'adaptation à la vie aérienne et terrestre.

La transformation ne semble avoir porté que sur un type unique ; les Muscinées et les Filicinées se reproduisent au moyen d'archégones et d'anthéridies, qui présentent dans tous les genres une ressemblance telle qu'elle implique une communauté d'origine.

Nous allons chercher à préciser s'il se peut le point de départ des Cormophytes parmi les Algues ; comme toujours en pareil cas, c'est la reproduction sexuelle qui fournit e meilleur critérium.

Dans l'application de ce caractère, on se trouve en présence de deux opinions différentes.

Les uns, avec Van Tieghem, considèrent les Floridées comme les ancêtres des Mousses et des Hépatiques : ils appuient cette conclusion sur le mode de germination de l'œuf qui fournit un sporogone dans l'un et l'autre groupe. Les Floridées, dit Van Tieghem, nous mènent directement aux Muscinées. « Seules, en effet, parmi les Thallophytes, elles développent leur œuf sur la plante mère et à ses dépens, en un embryon sporifère dont les spores engendrent ensuite autant de thalles nouveaux. Le développement de la plante y est coupé en deux tronçons : un petit tronçon sur la plante-mère à partir de l'œuf jusqu'aux spores, et un grand tronçon dans le milieu extérieur à partir des spores jusqu'à l'état adulte et aux œufs

nouveaux. Or, c'est précisément ce mode de développement qui est le caractère le plus général des Muscinées (1).

D'autres savants tels que Franck (2), Wille (3), Klebs (4), etc., font dériver les Muscinées des Chlorophycées, au voisinage des *Coleochaete*.

Cette dernière opinion est, à notre avis, la seule admissible pour les raisons suivantes. Les Floridées ne sont pas en effet les seules Algues qui possèdent des sporogones ; chaque fois que l'œuf, au lieu de donner directement un nouveau thalle, le fait par l'intermédiaire de zoospores, on peut dire qu'il existe un sporogone : c'est ainsi que l'œuf de l'*Ulothrix zonata* germe en un embryon sporifère ; les cas analogues sont nombreux ; il suffit de citer encore les *Coleochaete*. L'existence d'un sporogone, au lieu d'être un caractère de haute différenciation, acquis dans la suite des temps, est au contraire un caractère primitif qui existe déjà dans les organismes inférieurs et n'a fait que se perfectionner. On ne saurait donc s'appuyer sur lui pour soutenir la parenté des Muscinées et des Floridées, puisque beaucoup de Chlorophycées le possèdent au même titre. Il faut bien reconnaître également que rien par ailleurs ne vient confirmer ce rapprochement. Les Floridées ont un pigment rouge spécial dont les Muscinées sont dépourvues ; elles ont un trichogyne et des anthérozoïdes immobiles ; les Muscinées possèdent un archégone et des anthérozoïdes mobiles. Cette dernière différence a une grande valeur ; en effet, si l'on peut admettre à la rigueur que les anthérozoïdes des Floridées ont possédé autrefois des flagel-

(1) Van Tieghem : *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 1325.

(2) Franck : *Lehrbuch der Botanik*, vol. II, p. 86.

(3) Engler et Prantl : *Die naturlichem Pflanzen familien*, Leipzig, 1891, *Chlorophyceæ*.

(4) Klebs : *Flagellatenstudien*, *loc. cit.*

lums, on s'explique déjà difficilement pourquoi ils les ont perdus ; mais il serait encore beaucoup plus difficile de comprendre pourquoi ils les auraient recouvrés chez les Muscinées. L'exemple des Champignons et des Phanérogames est là qui nous prouve que l'habitat terrestre a eu pour résultat de faire disparaître peu à peu les organes locomoteurs !

Ce n'est pas le lieu de discuter ici les affinités encore très obscures des Floridées : il nous suffit d'avoir constaté qu'elle n'ont aucun lien sérieux de parenté avec les Muscinées.

Les Muscinées se rattachent aux Chlorophycées, et c'est avec la famille actuelle des *Coleochaete* qu'elles présentent le plus d'affinités. Dans cette famille, l'oosphère arrive à être protégée par des cellules de revêtement comme dans un archégone ; les anthérozoïdes ont deux cils comme chez les Muscinées. D'autre part, on ne peut comparer le sporogone d'un *Coleochaete* à celui d'un *Riccia* par exemple, sans y trouver une analogie frappante. Enfin, si nous considérons le protonéma des Mousses et des Hépatiques, nous trouvons de nouvelles raisons de rapprochement ; ce protonéma est filamenteux, membraneux ou massif ; chez les *Sphagnum*, il est filamenteux dans l'eau, membraneux sur le sol humide ; or, chez les *Coleochaete*, le thalle se présente, selon les espèces, sous la forme filamenteuse ou sous la forme lamelleuse.

Il n'y a donc pas de difficulté à admettre que les Muscinées dérivent des Chlorophycées ; leurs ancêtres avaient une organisation voisine de celle qui est encore présente chez les *Coleochaete*.

Il s'agit maintenant d'établir les affinités des Ptéridophytes.

Cet embranchement, selon l'opinion générale, a pris naissance aux dépens des Muscinées, par une différenciation du sporogone ; on en donne la raison suivante.

Dans les Muscinées, les organes sexuels sont portés par le thalle ou la tige feuillée, alors que, chez les Fougères, ces mêmes organes se trouvent sur le prothalle ; ces deux formations sont donc équivalentes, malgré les différences morphologiques qu'elles peuvent présenter. La même comparaison conduit à comparer le sporogone des Mousses produisant les spores à la tige feuillée des Fougères, sur laquelle a lieu également la formation des spores. Ce raisonnement paraît inattaquable, et on n'hésite pas à en adopter toutes les conséquences. C'est ainsi que l'on arrive à considérer comme ancêtres des Ptéridophytes, les Hépatiques qui, comme les *Anthoceros*, présentent le sporogone le plus différencié ; on admet que l'évolution a agi sur un sporogone aussi simple que celui des *Riccia* et même des *Coleochaete* pour en faire progressivement un appareil végétatif tel que celui d'une Fougère arborescente. Quelques-uns vont jusqu'à penser que « l'appareil végétatif secondaire ou sporogonien, né d'une adaptation nouvelle, n'était point contenu dans son essor par les forces façonnatrices de l'hérédité et pouvait, en se prêtant à toutes les sollicitations d'un milieu spécial, réaliser des différences physiologiques et morphologiques dont l'organisme prothallien déjà vieilli et plus étroitement fixé, n'était plus capable » (1).

Malgré tout, on sent bien que cette explication qui consiste à faire dériver la génération agame des Ptéridophytes du sporogone des Mousses manque de vraisemblance ; mais, au lieu de chercher à la remplacer par une autre, on essaie de la fortifier par de nouvelles observations. Dans cet ordre d'idées, L.-A. Gayet, ayant réussi à faire vivre d'une vie indépendante le sporogone de deux mousses très anciennes, *Andrea* et *Archidium*, dans des milieux

(1) Saporta et Marion : *L'évolution du règne végétal, Phanérogames*, p. 195.

nutritifs, pense avoir ainsi détruit le plus grand argument que l'on ait fait valoir contre l'homologie d'un sporogone et d'une Fougère feuillée (1). Ce résultat, quel que soit son intérêt, ne peut avoir la signification que lui attribue l'auteur ; il suffit de remarquer que le sporogone des *Coleochaete* peut, lui aussi, vivre d'une vie indépendante et former ses spores.

Le problème nous semble avoir été jusqu'ici mal posé ; pour comprendre les affinités des Mousses et celles des Fougères, il faut se reporter au développement des Algues et des Champignons : nous y trouvons des thalles portant les sporanges et d'autres qui portent les gamètes ; les premiers sont des sporophytes, les seconds des gamétophytes ; il y a même souvent des thalles mixtes, des sporogamétophytes.

Dans une même espèce, les sporophytes et les gamétophytes ne sont pas nécessairement absolument semblables comme forme et comme structure ; les gamétophytes eux-mêmes sont hermaphrodites ou unisexués et, dans ce dernier cas, les thalles mâles ne ressemblent pas toujours aux thalles femelles.

Essayons de fixer les idées au moyen de quelques exemples. Dans les organismes unicellulaires, comme les Chlamydomonadinées, sporophytes et gamétophytes se ressemblent : ce sont, en effet, des cellules d'aspect à peu près identique qui donnent les unes des zoospores, les autres des gamètes. Dans un champignon, le *Polyphagus Euglenae*, les sporophytes n'offrent rien de particulier; mais les gamétophytes sont de deux sortes ♂ et ♀. Chez une algue, le *Botrydium granulatum*, les sporophytes se distinguent aussi des gamétophytes.

Remarquons, dès maintenant, une différence dans le

(1) L.-A. Gayet : *Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées*, Paris, 1897, p. 246.

mode de germination de l'œuf sur laquelle nous aurons à insister : dans le *Botrydium*, l'œuf germe en un *sporophyte* ; dans le *Polyphagus Euglenae*, il germe en un *sporange*. Cette différence n'a eu tout d'abord aucune importance ; on retrouve, côte à côte, dans des genres voisins, les deux modes de germination ; l'œuf de l'*Ulothrix* germe en sporange alors que, dans d'autres conferves, il donne directement naissance à un filament végétatif, sporophyte ou gamétophyte.

A mesure que l'évolution progresse chez les Algues et les Champignons, le mode de germination de l'œuf se caractérise pour chaque groupe : chez les Péronosporées, ou trouve encore des oospores pouvant germer indifféremment en sporange ou en sporophyte. Mais, chez les Ascomycètes et chez les Basidiomycètes, l'œuf ne donne pas naissance directement à un thalle : il produit un sporogone.

Le terme général de sporogone s'appliquant à la production de spores asexuelles par l'œuf, sans l'intermédiaire du sporophyte de l'espèce, est commode, parce qu'il s'applique non seulement aux sporanges, mais aux appareils conidiens.

Dans les Algues, le mode de germination n'est pas suffisamment connu partout ; on peut dire cependant que l'œuf des *Œdogonium* et celui des *Coleochaete* germe en un sporogone ; qu'il en est de même chez les Floridées, alors que, dans beaucoup de Phéophycées, les oospores produisent directement soit des sporophytes, soit parfois uniquement des gamétophytes comme chez les Fucacées.

Le développement que nous pourrions considérer comme complet comprend :

1° Le sporophyte portant les sporanges et les spores ;

2° Les gamétophytes hermaphrodites ou unisexués portant les gamétanges et les gamètes ;

3° L'œuf germant en un sporogone donnant des spores.

Les réductions qui se produisent chez les Algues dans

ce développement n'ont d'abord qu'une importance secondaire dans les classifications. Le *Sphæroplea annulina* n'a pas de sporophytes : les spores asexuelles proviennent de la germination de l'œuf en un sporogone. Les *Briopsis* ne possèdent également que des gamétophytes ; on ignore comment germent les oospores. Les *Vaucheria* n'ont pas de sporogone ; il en est de même des *Botrydium* qui ont des sporophytes et des gamétophytes. Les *Acetabularia* ne possèdent ni sporophytes, ni sporogones ; les gamétophytes donnent des gamétanges qui deviennent libres avant de former les gamètes ; les oospores fournissent directement une nouvelle plante.

La reproduction asexuelle se fait donc indifféremment par des sporophytes ou des sporogones ; ils peuvent coexister ou se suppléer l'un l'autre : c'est ce qu'il importe de remarquer lorsqu'on envisage la parenté des Mousses et des Fougères.

Nous savons, en effet, que ce sont des Algues voisines des *Coleochaete* qui se sont adaptées à la vie terrestre ; or, les *Coleochaete* comprennent dans leur développement des sporophytes, des gamétophytes qui peuvent être hermaphrodites ou unisexués et des sporogones ; si l'adaptation à la vie nouvelle s'était étendue à tous ces appareils indifféremment, nous aurions eu, dans toutes les plantes terrestres, une alternance de générations assez compliquée ; mais des réductions se sont produites, analogues à celles dont nous venons de constater un peu partout l'existence chez les Algues ; ces réductions ont acquis un tel caractère de fixité qu'elles prennent une valeur dominante en classification.

Les Muscinées ont supprimé les sporophytes, ne gardant pour leur reproduction asexuelle que le sporogone.

Les Cryptogames vasculaires ont conservé les sporophytes pour leur reproduction asexuelle et ils ont supprimé les sporogones.

Les gamétophytes, dans l'un et l'autre de ces groupes, sont restés tantôt hermaphrodites, tantôt unisexués.

Cette interprétation qui, à notre connaissance, est formulée ici pour la première fois, semble bien répondre à la réalité des faits.

1° Dans l'opinion actuellement régnante, on est forcé de comparer un appareil de fructification, le sporogone, si peu différencié soit-il, à la Fougère feuillée ; dans la nôtre, la tige des Ptéridophytes résulte d'une différenciation d'un thalle, c'est-à-dire d'un appareil végétatif. Au lieu d'avoir recours à l'exception, nous rentrons dans la règle générale, car partout nous voyons que la différenciation a porté, dans la constitution des nouveaux individus, sur le thalle, ce qui est tout naturel puisque c'est lui qui, par le fait même de sa végétation, subit les influences favorables ou défavorables à sa nutrition et à sa vie.

2° Dans l'opinion régnante, on doit s'attendre à trouver de nombreuses transitions entre l'appareil sporogonien des Muscinées et le système végétatif des Fougères : or, tout au contraire, il existe entre les deux groupes une « séparation tranchée dont rien n'est venu jusqu'à présent diminuer la profondeur (1) ». Il n'y a pourtant aucune raison apparente d'une semblable anomalie. Avec l'interprétation que nous proposons, cette séparation tranchée se déduit naturellement des faits : on la voudrait même encore plus complète. Si le sporogone, en effet, était resté partout rudimentaire, comme chez les *Riccia*, les *Andrea*, les *Archidium*, il ne serait probablement venu que difficilement à l'idée de penser que « toute l'histoire de l'évolution végétale semble intimement liée aux destinées de cet appareil sporogonien (2).

3° Dans l'opinion régnante, on se préoccupe peu des

(1) Van Tieghem : *loc. cit.*, p. 1363.
(2) Marion et Saporta : *loc. cit.*, p. 191.

Mousses fossiles : son adoption entraîne pourtant la nécessité d'un abondant développement de Muscinées dès les époques les plus reculées ; or, celles que l'on a rencontrées jusqu'ici sont tertiaires et elles se réduisent à quelques espèces et quelques genres (1). Il est pourtant difficile de comprendre pourquoi leurs empreintes ont partout disparu, alors que l'on retrouve en quantité considérable des traces de feuilles et de fructifications de Fougères dès l'époque primaire.

Notre interprétation fait disparaître en partie cette difficulté ; les deux groupes ont eu une origine commune ; ils se sont développés parallèlement ; les Muscinées n'ont varié que très lentement : leurs représentants sont peu nombreux, et ils ont pu passer inaperçus. Ce n'est qu'à notre époque qu'ils atteignent leur épanouissement complet. Nous verrons plus loin pourquoi les Muscinées ont évolué si lentement, alors que les Ptéridophytes se différenciaient si rapidement et se continuaient par les Gymnospermes et les Angiospermes.

On pourrait même, à la rigueur, aller jusqu'à admettre, s'il était nécessaire, que les Briophytes se sont différenciés postérieurement aux Ptéridophytes : la communauté d'origine n'est pas un obstacle à cette hypothèse, puisque nous sommes forcés dereconnaître, en tout état de cause, la persistance aux époques géologiques de représentants du type ancestral voisins des *Coleochaete*.

On pourrait encore citer un certain nombre de faits qui s'accordent mieux avec un développement parallèle qu'avec un développement consécutif des deux groupes : différences dans la structure des anthérozoïdes, dans la morphologie et la structure de l'appareil sporangial et de l'appareil anthéridien. Pour ne parler que des anthérozoïdes, on peut faire remarquer que les Briophytes pos-

(1) Schimper : *Traité de paléontologie végétale*, I, p. 240, 1869.

sèdent des anthérozoïdes à deux cils, alors que les anthérozoïdes des Ptéridophytes en ont un grand nombre. Il est évidemment plus naturel de reporter l'origine de cette différence aux stades ancestraux confervoïdes, où ces variations étaient fréquentes, que de la supposer apparaissant précisément au moment de l'évolution d'une Muscinée en Cryptogame vasculaire.

Nous ignorons comment ces idées nouvelles seront accueillies des naturalistes. A une hypothèse invraisemblable, donnée cependant comme la seule admissible (1), nous en substituons une autre qui nous semble meilleure : comme cette interprétation touche à des questions capitales en évolution, nous espérons qu'elle aura tout au moins les honneurs de la discussion.

La situation nouvelle en face de l'évolution est celle-ci.

Nous admettons que les Muscinées et les Cryptogames vasculaires ont eu, parmi les Algues, un ancêtre commun qui leur a légué les principaux caractères de leur reproduction sexuelle et asexuelle ; la différenciation a porté en grande partie sur l'appareil végétatif qui a dû s'adapter à des conditions nouvelles d'existence lorsque le milieu aquatique s'est trouvé progressivement remplacé par un autre milieu. Cet appareil végétatif comprenait des sporophytes et des gamétophytes : ils étaient sans doute, comme dans la plupart des autres algues, peu différents comme aspect et comme structure.

On n'aura pas lieu ainsi d'être surpris de voir le gamétophyte des Muscinées se différencier dans le même

(1) Nor can there be any doubt that in the Ferns the sexual generation is the older ; the second arose by progressive phylogenetic differentiation of the product of the sexual acte after the first had become sexually differentiated and hence its double number of chromosomes. *Strasburger. The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894, p. 295).

sens que le sporophyte des Cryptogames vasculaires; ils ont évolué sous l'empire des mêmes conditions de milieu et en vue de satisfaire à des nécessités identiques d'organisation ; il ne faudra pas s'étonner davantage si les gamétophytes ou prothalles des Cryptogames vasculaires en sont restés à leur état primitif; il y avait à cela des raisons que nous verrons plus loin.

Si nous reprenons maintenant l'étude de l'évolution du système végétatif dans ses rapports avec la nutrition, nous aurons à la suivre d'une part dans les gamétophytes des Muscinées, d'autre part dans les sporophytes des Cryptogames vasculaires.

Le thalle ancestral, qui nous sert de point de départ dans l'un et l'autre cas, est filamenteux ou membraneux : nous savons par l'exemple des *Coleochaete* que ces deux formes sont voisines et peuvent procéder l'une de l'autre.

Chez l'algue la nutrition superficielle et la nutrition holophytique, s'exerçant dans l'eau, sont restées plus ou moins confondues : déjà, dans le *Botrydium*, qui se développe sur la terre des fossés, on constate un essai de localisation dû au changement de milieu : il y a un système de rhizoïdes qui se ramifient dans le sol et sont chargés de la nutrition superficielle devenue impossible dans la partie aérienne du thalle.

Dans les plantes qu'il nous reste à étudier, la nutrition superficielle se trouve, pour les mêmes raisons, séparée de la nutrition holophytique : les organes de digestion et d'absorption ont à remplir les mêmes conditions que ceux des Champignons: aussi ont-ils la forme cylindrique. Mais, tandis que chez les Champignons l'augmentation de la surface absorbante a été obtenue par un allongement et une ramification de l'organe, ici, elle a été acquise par un procédé différent et beaucoup plus parfait ; cet organe, qui n'est autre chose que le poil absorbant, se *renouvelle* constamment ; à mesure que les poils absor-

bants disparaissent, usés par l'activité fonctionnelle, ils sont remplacés par d'autres.

La nutrition superficielle chez les Champignons a déterminé la forme du corps et sa structure ; ici, dans les Chlorophytes, elle n'a produit que le poil absorbant qui a conservé partout ses mêmes caractères généraux ; le rôle important dans l'édification de l'organisme était réservé à la nutrition holophytique : c'est pour répondre aux nécessités de cette dernière que la plante s'est constituée suivant un type général comprenant feuilles, tiges et rameaux.

La substance verte ou chlorophylle est fixée sur des corpuscules spéciaux, les chloroleucites qui se trouvent dans les cellules ; la nutrition holophytique se produit en raison directe de leur nombre et de leur importance ; mais il faut naturellement que la lumière puisse parvenir jusqu'à eux. Dans ces conditions, la plante a tout avantage à s'étendre en surface, tout en conservant une épaisseur moyenne : de là, l'existence des thalles membraneux.

Ce mode de perfectionnement a cependant des inconvénients qui ont empêché l'évolution de s'engager plus avant dans cette voie : le thalle membraneux ne peut croître indéfiniment sans rencontrer bientôt des obstacles qui lui barrent la route : il lui faut trop d'espace ; de plus, il devient fragile ; lorsque ses parties les plus âgées se détruiront, usées par l'activité fonctionnelle, il se trouvera déchiré, fragmenté ; enfin, ce thalle ne peut guère que s'étendre sur le sol, au lieu de s'élever dans l'air qui est pourtant son véritable champ d'action.

Aussi, n'est-il pas étonnant de voir la plante chercher à obtenir d'autre manière l'augmentation de sa surface d'assimilation : dans cette transformation, elle ne crée pas les organes de toutes pièces : elle les fait dériver d'organes existants. Elle découpe son thalle en lanières ; ces lanières seront les feuilles : celles-ci restent réunies entre

elles par des parties communes qui deviennent les axes, c'est-à-dire la *tige* et les *rameaux*. De cette façon, les feuilles vont pouvoir se superposer dans l'espace en verticilles plus ou moins serrés ; la surface verte utile s'augmente indéfiniment sans amener, comme conséquence nécessaire, un développement exagéré de l'organisme.

Le gamétophyte des Muscinées nous montre tous ces stades successifs de l'évolution de la plante : on trouve en effet, dans ce groupe, des espèces à thalle membraneux, des espèces à thalle feuillé et des espèces à tige feuillée ; à cette preuve s'en ajoute une autre.

Dans les Muscinées feuillées, le gamétophyte, provenant de la germination de la spore, passe par la forme filamenteuse et par la forme lamelleuse (protonèmes) avant d'arriver à donner une tige et des feuilles (*Tetraphis*) ; la différence entre les deux sortes de protonèmes a si peu de valeur que, chez les *Sphagnum*, la spore germe dans l'eau en un filament, alors que, sur un support solide, elle donne naissance à une large expansion membraneuse; cette ontogenèse du gamétophyte nous renseigne ainsi sur les divers stades de l'évolution des Mousses, c'est-à-dire sur leur phylogenèse.

Le sporophyte ancestral des Cryptogames vasculaires qui, dans notre opinion, avait une structure analogue à celle du gamétophyte des Muscinées, s'est développé, comme ce dernier, en tige feuillée sous l'influence de la nutrition holophytique ; mais, dans son ontogenèse, les stades ancestraux ont disparu.

Cela n'a rien qui puisse nous surprendre, puisque, même chez les Mousses, le stade de protonème membraneux manque souvent; d'ailleurs, le fait que le gamétophyte des Cryptogames vasculaires est encore lamellaire, nous indique clairement qu'il en était autrefois de même du sporophyte ; si la forme ancestrale de ce dernier a disparu complètement, c'est probablement parce qu'il se

développe sur un prothalle ; une superposition de deux organes de nature semblable était non seulement inutile, mais nuisible : de là une disparition dans l'ontogenèse des stades intermédiaires. Peut-être doit-on chercher dans une raison de cette nature la cause qui a empêché le gamétophyte des Cryptogames vasculaires de dépasser lui-même le stade ancestral. D'autres considérations peuvent être mises en avant.

Dans les Cormophytes, le sporophyte et le sporogone sont produits par l'œuf; les gamétophytes proviennent de spores : cette différence d'origine va servir à expliquer l'évolution différente de ces appareils.

Constatons d'abord que le noyau de la cellule n'a pas la même structure dans les sporophytes et les gamétophytes ; si, dans les premiers, le nombre des chromosomes est 2 n, ce nombre se trouve réduit à n dans les gamétophytes; le sporogone des Muscinées se comporte à cet égard comme le sporophyte des autres plantes. Ce résultat, très important, n'a peut-être pas encore été étendu à un assez grand nombre d'espèces ; on peut toutefois le considérer comme général, à la suite de travaux dont les principaux sont ceux de Farmer (1) pour les Hépatiques, de Strasburger (2) et Rosen (3) pour les Ptéridophytes, d'Overton (4) pour les Gymnospermes, de Guignard (5) pour les Angiospermes. Il n'y a pas lieu, pour

(1) Bretland Farmer : *Studies in Hepaticæ* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894). — *On Spore formation and nuclear division in the Hepaticæ* (Id., vol. IX, 1895).

(2) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der chromosomen zahl in der Ent. der organismen* (Biol. Centrabl., 1894).

(3) Rosen : *Kerne und Kern korperchen in meristematichen und sporogenen Geweben* (Cohn's Beitrage, Bd. VII).

(4) Overton : *Ueber die Reduktion der chromosomen in den Kernen der Pflanzen* (Viertel jahrsschr. d. naturf. Ges. in Zurich, 1893, Bd. 38).

(5) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. natur. Bot., Série VII, T. 14).

l'instant, de tenir compte des exceptions à cette règle qui ont été constatées çà et là soit dans les gamétophytes, soit dans les sporophytes ; on peut admettre en effet, avec Strasburger, que toutes les cellules dans lesquelles des variations du nombre normal de chromosomes ont été observées, sont des cellules qui ont perdu leur aptitude à la reproduction (1).

La réduction chromatique se produit dans les sporanges ; le noyau de chaque cellule-mère ne montre au début de la prophase que n chromosomes, au lieu de $2n$ qu'il avait avant son passage à l'état de repos, c'est-à-dire à la précédente anaphase ; cette réduction ne peut être attribuée qu'à la réunion par couples des chromosomes du noyau de la cellule-mère. Cette cellule-mère donne naissance, par deux bipartitions successives, à quatre spores ; les deux divisions du noyau se font *sans intervalle de repos*, de telle sorte que la quantité de nucléine du noyau de la spore est la moitié de celle que contient un noyau ordinaire (2).

Ainsi, la réduction du nombre des chromosomes est due à la réunion par couples des chromosomes du noyau de la cellule-mère, et la réduction de la nucléine est due aux deux bipartitions successives de ce même noyau.

Le résultat est que, dans chaque spore, le noyau ne représente que la moitié du noyau des sporophytes ; cette structure se continue dans toutes les cellules des gamétophytes jusqu'aux anthérozoïdes et aux oosphères ; la fusion de ces deux éléments sexuels reproduit dans l'œuf la structure d'une cellule de sporophyte avec $2n$ chromosomes à son noyau.

(1) Strasburger : *The periodic Reduction of number of the chromosomes in the life-history of living organisms* (Annals of Botany, T. VIII, 1894).

(2) Des modifications à ce procédé général se sont produites dans le courant de l'évolution, principalement en ce qui concerne la formation des macrospores.

Sans rechercher pour l'instant la cause qui a pu produire cette différence de structure des noyaux, il est évident qu'on n'a pas lieu d'être étonné de voir les gamétophytes se comporter autrement que les sporophytes vis-à-vis de l'évolution, puisque l'élément cellulaire est chez eux de nature différente.

Chacun de ces appareils a évolué pour son propre compte : il a emmagasiné séparément les nouvelles tendances acquises, les nouveaux caractères fixés. Tout se passe comme s'il s'agissait réellement de plusieurs lignées ne présentant entre elles que des relations d'adaptation réciproque, comme celles qui existent entre l'hôte et son parasite ; chacune de ces individualités, sporophyte ou gamétophyte, a été affectée séparément par les facteurs de l'évolution, et l'hérédité lui a conservé les caractères acquis. Cette situation de l'hérédité, en face des phénomènes de génération alternante, n'offre nulle part une aussi grande netteté. On est amené presque fatalement à adopter, faute de mieux, l'opinion de Weismann qui attribue à chaque cellule des plasmas différents, celui de la forme asexuée et celui de la forme sexuée : l'un agit pendant que l'autre est inactif.

Les différences entre sporophytes et gamétophytes d'une même plante sont considérables, surtout lorsqu'il s'agit des plantes phanérogames ; ces appareils n'ont point été influencés de la même manière par l'évolution : ils ne présentaient pas une égale sensibilité aux causes de variation.

On peut constater que les gamétophytes ♂ et ♀ ont peu varié : ils sont encore voisins de l'état ancestral, ayant acquis peu de caractères nouveaux. Le contraire a eu lieu pour les sporophytes : ceux-ci se sont modifiés à l'infini : on n'y reconnaît plus le stade ancestral même pendant l'ontogenèse.

Pour que l'évolution de ces appareils ait présenté des

caractères aussi dissemblables, il ne suffit pas d'invoquer la structure particulière des noyaux résultant de la réduction chromatique, il faut chercher une cause plus puissante de variation. Nous n'en voyons pas d'autre que celle qui préside à leur naissance ; les uns proviennent de spores, les autres d'œufs.

Les sporophytes et les gamétophytes, ayant emmagasiné séparément les caractères nouveaux acquis par adaptation, on peut raisonner comme s'il s'agissait d'individus se reproduisant exclusivement les uns par reproduction agame, les autres par reproduction sexuelle.

On s'accorde assez généralement pour n'attribuer à la reproduction asexuelle aucune influence sur la variation ; mais elle ne l'exclut pas, ainsi que Weismann l'a cru un moment ; les variations qui se produisent sont dues à l'adaptation ; elles peuvent être héréditaires.

Le rôle de la reproduction sexuelle dans la variation est l'objet d'interprétations très différentes : Weismann a d'abord considéré l'amphimixie comme la cause unique de toute variation ; mais il est revenu, dans ses derniers travaux, à une opinion moins intransigeante ; il se borne à y voir une cause *active* et *puissante* de variation (1) ; la reproduction sexuelle donne naissance à de nombreuses conformations individuelles différentes, aux dépens desquelles la sélection forme de nouvelles espèces. Ce n'est pas l'opinion d'Hertwig, qui dit qu'à son avis « la reproduction sexuelle agit sur la formation des espèces en sens contraire à ce que pense Weismann. Elle égalise, elle atténue constamment les différences qui sont produites par l'action des facteurs extérieurs chez les individus d'une même espèce ; elle crée des formes moyennes ;

(1) Consulter Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, 1895, p. 283-284, 694, 798.

elle tend précisément à rendre l'espèce plus homogène et à lui conserver son caractère particulier (1). »

L'évolution des Cormophytes, telle que nous la comprenons, semble confirmer les vues de Weismann sur l'importance du rôle de l'amphimixie dans la variation.

Nous voyons, en effet, les sporophytes qui proviennent de la germination d'un œuf, évoluer beaucoup plus rapidement que les gamétophytes qui prennent naissance aux dépens d'une spore.

C'est ainsi que le sporophyte des Cryptogames vasculaires avait réussi, dès l'époque primaire, à former des appareils végétatifs très compliqués comme forme et comme structure : les transformations se sont continuées, variées et nombreuses, jusqu'à nos jours, donnant naissance d'abord aux Gymnospermes, puis aux Angiospermes.

Si le sporogone des Muscinées qui doit également son origine à la reproduction sexuelle, représentait réellement un sporophyte, il se serait modifié beaucoup plus rapidement que le gamétophyte de ces mêmes plantes, au lieu d'acquérir un type uniforme représenté par la capsule et son pédicelle. En admettant avec nous qu'il est l'équivalent du sporogone des Algues, on rentre dans la règle générale, car, pour un organe de cette nature, il a subi des différenciations très remarquables et de grande amplitude.

Les gamétophytes ne se sont modifiés que lentement ; nous avons à considérer ceux des Muscinées et ceux des Cryptogames vasculaires. Ayant un même point de départ, ils auraient dû évoluer dans le même sens s'ils s'étaient trouvés dans des conditions identiques par rapport aux causes externes de variation. Nous verrons

(1) Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction Charles Julin, Paris, 1894, p. 300.

pourquoi il n'en a pas été ainsi ; mais commençons par constater que la variation dans ces appareils s'est effectuée lentement. Le gamétophyte des Muscinées n'est arrivé qu'à grande peine à former des tiges feuillées de types peu disparates ; il n'a encore acquis à l'époque actuelle ni racine, ni système libéro-ligneux ; et cependant, il avait à remplir les mêmes fonctions que le sporophyte des Fougères, il était soumis aux mêmes causes extérieures de variation.

Le gamétophyte des Cryptogames vasculaires, désigné sous le nom de prothalle, aurait pu suivre une différenciation parallèle ; mais il n'a jamais dépassé, semble-t-il, le stade correspondant à celui des hépatiques à thalle ; on n'en connaît pas qui soient représentés par des tiges feuillées : c'est que son rôle est en tout différent de celui du même appareil dans les Muscinées. Grâce à l'amphimixie, le sporophyte avait une tendance plus grande à la variation ; il était susceptible de perfectionnements plus étendus ; il a pris les devants dans la formation de l'appareil végétatif : aussi, le gamétophyte n'avait-il pas à se développer en tige feuillée ; celle-ci serait restée incapable de supporter le sporophyte et, de plus, elle l'eût empêché de s'affranchir assez tôt pour subvenir aux besoins de sa nutrition superficielle : tout essai du gamétophyte à une différenciation plus avancée était donc nuisible à la plante et se trouvait ainsi condamné d'avance.

Nous observons plutôt dans les gamétophytes une tendance à la régression ; elle se manifeste surtout pour les gamétophytes mâles qui bientôt ne comprennent plus qu'une seule cellule et un gamétange dans les Marsiliacées, Salviniacées, Sélaginellées, Isoétées ; cette régression dans ces plantes qui, à l'exception des Sélaginelles, sont aquatiques, s'explique par l'inutilité de prothalles mâles quelque peu différenciés en système végétatif : la fécondation est plus facilement assurée par des anthérozoïdes

sortant directement de la microspore, que par un stade intermédiaire délicat exigeant pour sa nutrition des conditions souvent impossibles à trouver dans le milieu aquatique.

Le gamétophyte femelle ne pouvait subir à ce moment une telle réduction : cela était incompatible, non seulement avec la formation de plusieurs archégones, mais encore avec la fonction de nourrice qu'il est appelé à jouer dans les premiers développements du sporophyte ; pourtant, il n'était pas plus à l'abri que le prothalle mâle des conditions défavorables à la nutrition du milieu extérieur.

La question de nutrition était capitale pour ces prothalles ; il leur fallait, pour se développer et se nourrir, une humidité modérée comme celle qui est réalisée artificiellement dans les serres : c'est encore là, on le sait, qu'il faut aller chercher les prothalles des Fougères et des Sélaginelles, lorsqu'on veut s'en procurer.

Dans la nature, ces conditions étaient loin d'être toujours remplies ; des périodes de dessiccation du sol ont succédé localement et périodiquement à des périodes d'immersion totale.

Aussi, ne doit-on pas s'étonner de voir qu'un grand nombre de Cryptogames vasculaires, surtout parmi les hétérosporées, ont disparu dès les époques géologiques les plus reculées ; elles ont été incapables d'adapter leurs gamétophytes à ces changements, d'autres se sont maintenues avec peine : de ce nombre les Fougères qui sont en voie de disparition.

Beaucoup — et c'était la bonne voie — ont cherché à modifier les conditions de nutrition des gamétophytes femelles : ces derniers, au lieu d'emprunter leur nourriture au sol, l'ont prise directement à la macrospore, celle-ci s'étant au préalable gorgée de réserves abondantes aux dépens du sporophyte ; ces réserves ont été utilisées pour l'édification du prothalle et des arché-

gones ; elles ont pu même suffire au tout premier développement de l'embryon comme dans les Sélaginelles.

Mais ce perfectionnement était encore incomplet malgré son importance ; la macrospore *détachée* du sporophyte abandonnait l'embryon trop faible dans le milieu extérieur.

Que fallait-il donc pour permettre à l'évolution d'aller toujours de l'avant? Il suffisait que la macrospore restât *attachée* au sporophyte : de la sorte, les jeunes embryons pouvaient emprunter leur nourriture à la plante-mère, par l'intermédiaire du prothalle ou directement.

C'est ce qui a eu lieu en effet ; aux plantes sans graines succédaient les plantes à graines.

Ces dernières, désignées généralement sous le nom de Phanérogames, pouvaient affronter toutes les variations du milieu : le nouveau sporophyte n'était abandonné à lui-même que déjà fort : il emportait une réserve abondante, lui permettant de mettre ses organes de nutrition en mesure de fonctionner et dans le sol et dans l'air.

Un dernier perfectionnement allait se produire ; les graines, d'abord nues dans les Gymnospermes, allaient se trouver protégées par le fruit dans les Angiospermes.

De son côté, le gamétophyte mâle ne subissait que des modifications sans importance : il suffit de comparer la germination du grain de pollen d'une plante supérieure avec celle de la microspore du *Salvinia natans* ; les anthérozoïdes n'étant point abandonnés dans un milieu liquide ont perdu leurs flagellums ; ces derniers n'ont persisté que dans certaines Gymnospermes, dans les *Ginkgo* (1), les *Cycas* (2), les *Zamia* (3).

(1) Hirase : *Untersuchung über das Verhalten des Pollens von Ginkgo biloba* (Bot. Centr., 1897).

(2) Ikeno : *Vorlaufige Mittheilung über die Spermatozoïden bei Cycas revoluta* (Bot. Centr. 1896).

(3) H.-J. Weber : *The developpement of the antherozoids of Zamia* (Bot. Gazette, vol. XXIV, 1897).

Tout l'effort de la différenciation organique a porté sur le sporophyte depuis les Cryptogames vasculaires jusqu'aux Dicotycédones : aussi est-ce le sporophyte qui est considéré comme « l'individu végétal » : c'est la plante elle-même.

Les nombreuses modifications dans la forme et la structure du sporophyte sont en relation étroite avec les conditions du milieu ambiant, pesanteur, lumière, chaleur, etc. (1) ; mais le type général obtenu, comme nous l'avons établi, par un perfectionnement et une localisation des deux modes de nutrition, se reconnaît toujours, sauf de rares exceptions.

Remarquons en passant que la nutrition holophytique, comme la nutrition superficielle, a multiplié l'organe, au lieu de l'étendre ; lorsqu'il est usé par l'activité fonctionnelle, un autre apparait ; les anciens poils absorbants sont remplacés constamment par de nouveaux, et aux feuilles qui disparaissent succèdent soit périodiquement, soit constamment, de nouvelles générations.

A partir du moment où la plante dresse ses feuilles dans l'air, les poils absorbants, jusque-là fixés à la partie inférieure du thalle, sont obligés, pour continuer à remplir leur rôle, d'émigrer sur la partie de la tige en contact avec le sol. Dès lors, une nouvelle différenciation commence : l'appareil aérien est organisé pour la nutrition holophytique ; l'appareil souterrain va se compléter pour la nutrition superficielle ; déjà, il emprunte la partie de la tige en contact avec le sol pour y former ses poils absorbants, lui imprimant ainsi le caractère de rhizome. Tout à l'heure, il modifiera légèrement ce rhizome pour en faire une racine si bien adaptée à ces nouvelles fonctions qu'elle ne subira plus grande modification dans la série végétale.

(1) Costantin : *Les végétaux et les milieux cosmiques*, Paris, 1898.

Nous pouvons encore saisir la nature sur le fait en étudiant certaines Cryptogames vasculaires telles que les *Psilotum*, les *Tmesipteris* (1), les *Selaginella* (2), etc. ; il devient, après cela, évident que la racine n'est pas un organe nouveau, né de toutes pièces ; elle provient d'une modification de la tige ordinaire des Cryptogames vasculaires ; celle-ci est devenue rhizome produisant des poils absorbants, puis racine.

La plante est alors complète ; elle est organisée pour tirer parti des deux modes de nutrition qu'elle possède. La nutrition superficielle prend une importance de plus en plus grande ; les liquides nutritifs puisés dans le sol par un nombre immense de poils absorbants sont portés aux feuilles par les canaux du bois ; la sève qui s'élabore dans les feuilles sous l'influence de la nutrition holophytique et avec le concours de ces liquides, est distribuée ensuite par les canaux du liber dans toute la plante.

En présence de cette organisation merveilleuse du sporophyte, on est amené tout naturellement à n'accorder qu'une importance relative aux gamétophytes ♂ et ♀ ; cela ne doit cependant pas nous faire oublier que, chez les ancêtres de nos plantes actuelles, les gamétophytes constituaient et constituent encore des individualités semblables aux sporophytes.

Nous ne devons pas oublier également que lorsque nous parlons de plantes mâles, de plantes femelles et de plantes hermaphrodites, cela n'a pas la signification que l'on y attache chez les animaux. Cela tient à ce que les animaux supérieurs ne possèdent que le stade gamétozoaire : on dit qu'ils sont hermaphrodites, par

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur la Morphologie et l'Anatomie des Tmesipteris* (Le Botaniste, 2e série, p. 163-223, pl. IX-XV).

(2) P.-A. Dangeard : *Essai sur l'Anatomie des Cryptogames vasculaires* (Le Botaniste, 1re série, p. 211-270, pl. IX-XIII).

exemple, lorsqu'ils possèdent à la fois des œufs et des spermatozoïdes ; une plante hermaphrodite est celle qui fournit à la fois des gamétozoaires ♂ et des gamétozoaires ♀ ; les gamétozoaires hermaphrodites, qui correspondent aux animaux hermaphrodites, n'existent plus chez les plantes supérieures; ils ont disparu avec les Cryptogames vasculaires et les Muscinées ; on ne rencontre plus chez les Gymnospermes et les Angiospermes que des gamétozoaires unisexués.

Cette profonde différence entre les végétaux et les animaux supérieurs n'est pas en général suffisament connue même parmi ceux qui s'occupent de sciences naturelles.

Chez les animaux, ce sont les gamétozoaires ♂ et les gamétozoaires ♀ qui ont évolué et atteint le perfectionnement maximum que nous connaissons ; chez la plante, l'évolution a porté sur des sporophytes qui n'existent pas tout au moins chez l'animal supérieur ; les gamétophytes ♂ et les gamétophylles ♀ *diffèrent peu du stade ancestral :* l'histoire du développement nous prouve que ces derniers représentent cependant des individualités distinctes au même titre que le mâle et la femelle chez les animaux supérieurs ; mais leur organisation est restée primitive et leur vie éphémère.

Les relations qui se sont établies entre les gamétophytes et le sporophyte d'une même plante sont en tout semblables à celles qui existent entre un hôte et son parasite : on constate qu'il y a eu inversion, au courant de l'évolution. Le sporophyte a commencé par vivre en parasite sur le gamétophyte femelle ; plus tard, ce sont les gamétophytes qui sont devenus parasites sur le sporophyte : ce sont là de simples phénomènes d'adaptation réciproque assez semblables à ceux qui nous sont offerts par certains champignons parasites.

Dans les pages qui précèdent, nous avons essayé de fournir une réponse à un certain nombre de questions

relatives à l'évolution dans la série végétale ; nous avons vu comment l'influence du mode de nutrition dominait toute la morphologie de la plante, depuis les Champignons et les Algues jusqu'aux plantes supérieures ; nous avons montré de quelle façon les différences dans le mode de nutrition réagissaient sur la croissance en la modifiant et se traduisaient par une destinée différente des éléments cellulaires, etc.

Là ne se borne pas cependant le rôle de la nutrition ; on peut en effet y rattacher les phénomènes de sexualité avec toutes les conséquences qui en résultent dans l'évolution de la plante et de l'animal.

L'autophagie sexuelle (1).

La sexualité n'est pas une propriété du protoplasma primitif ; les espèces les plus inférieures ne se reproduisent qu'asexuellement ; elle a donc une cause naturelle qu'il y a lieu de rechercher.

Pour trouver la solution de cet important problème on a déjà, il est vrai, considéré les phénomènes de nutrition.

Y. Delage, s'occupant de la signification de la fécondation, cite l'opinion de Van Rees (2) qui « pense que la fécondation n'a été rien autre chose au début, lorsqu'elle était encore réduite à la conjugaison, que l'acte de manger un individu d'espèce semblable ou voisine (3) ».

Edmond Perrier attribue la nécessité d'une fécondation au fait que le nombre des chromosomes est réduit de moitié dans les éléments sexuels ; il cherche la cause de

(1) L'expression d'« autophagie » est prise ici au sens le plus large, pour caractériser l'incorporation de protoplasmes de composition identique ; elle exclut l'idée de tout résidu excrémentitiel.

(2) Van Rees : *Over oorsprong en beteekenis der sexuelle voortplanting en over den directen invloed van den voedingst toestand op de celdeeling*, Amsterdam, 1887.

(3) Y. Delage : *loc. cit.*, p. 323.

cette réduction dans une usure produite par la nutrition. « Du fait que les éléments sexuels ont été primitivement semblables il résulte que *l'explication de leurs caractères communs, en particulier de la réduction du nombre de leurs chromosomes, doit s'appliquer à l'un comme à l'autre.* Cette explication pour la phase où les deux éléments sont encore semblables et pour l'élément femelle se déduit clairement des faits déjà connus. L'élément femelle est caractérisé par l'abondance du protoplasme qui entoure son noyau, par la richesse de ce protoplasme en substances nourricières. Or il résulte des recherches de M. Maupas sur les infusoires que la production du protoplasme et des matériaux de réserve est sous la dépendance de la substance des chromosomes, et qu'à ce travail cette substance s'use au point que son renouvellement devient au bout d'un certain temps nécessaire (rajeunissement karyogamique). Le noyau des éléments reproducteurs n'échappe pas à cette loi : il s'use, et c'est au cours de l'expulsion de ces parties usées que s'effectue par l'expulsion des *globules polaires* ou *corpuscules de rebut* la réduction du nombre des chromosomes de l'œuf. Un élément reproducteur riche en matériaux nutritifs n'ayant plus qu'un noyau usé ou réduit est incapable d'évoluer; de là la nécessité de la conjugaison ou de la fécondation qui restaure le noyau (1). »

Ainsi donc, d'après ce savant, la réduction du nombre des chromosomes est le résultat d'une usure produite par la nutrition ; elle entraîne la nécessité d'une conjugaison ou d'une fécondation. A notre avis, c'est le phénomène inverse qui a eu lieu ; la réduction du nombre des chromosomes n'est qu'une *conséquence* de la sexualité.

Le Dantec a de son côté cherché à établir une relation

(1) Edmond Perrier : *Remarques au sujet de la communication de M. Le Dantec* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

entre le sexe et la dissymétrie moléculaire (1) ; ce n'est pour l'instant qu'une hypothèse ingénieuse. « Il faudra, dit-il, étudier au point de vue de la dissymétrie moléculaire, les aliments qu'utilisent les deux sexes ; mais une nouvelle difficulté s'introduira dans cette étude, aussi bien que dans celle des produits excrémentitiels mâles et femelles, parce que, sauf peut-être dans les éléments sexuels, il y aura dans tous les plastides du corps un *mélange* de substances droites et gauches. En effet, même si l'on suppose que l'un des types de substance existe à l'état de pureté dans les éléments sexuels mâles et l'autre type dans les éléments femelles, l'œuf fécondé et, par suite, tous les tissus qui en dérivent, contiendra forcément, en vertu du phénomène même de la fécondation, un mélange de substances des deux types ; ce sera donc seulement la *prépondérance* de l'un ou l'autre type dans les tissus d'un être qui déterminera son sexe, et les substances alimentaires et excrémentitielles ne différeront pour les deux sexes que quantitativement. »

L'opinion de Van Rees n'a pas reçu jusqu'ici de la part des naturalistes l'accueil qu'elle méritait ; nous allons la reprendre, essayer de l'établir sur une base solide pour en tirer ensuite toutes les conséquences qu'elle comporte.

Depuis longtemps, nous avons admis que les organismes primordiaux jouissaient de la propriété de pouvoir introduire à l'intérieur de leur protoplasma des aliments solides ; nous avons même essayé de montrer comment la nutrition superficielle, commune aux végétaux, avait pris naissance par une modification de la nutrition animale : nous venons de voir quelle a été l'influence de ce mode de nutrition dans l'évolution de la plante; on pourrait faire un semblable travail en ce qui concerne les animaux.

(1) F. Le Dantec : *Sexe et dissymétrie moléculaire* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

Bornons-nous à établir les relations qui existent entre la nutrition animale, propriété primitive du protoplasma, et la sexualité.

Les organismes primordiaux possédaient apparemment des protoplasmes peu dissemblables ; ils se sont nourris les uns aux dépens des autres jusqu'à ce que le protoplasma ait acquis par degrés, d'abord la propriété de pouvoir incorporer le protoplasma mort, puis celle de l'utiliser en solution ; un nouveau perfectionnement lui a permis de se reconstituer de toutes pièces aux dépens des substances inorganiques. Nous connaissons les objections qui peuvent être faites à cette manière de voir : l'étude de la filiation des organismes inférieurs nous montre cependant assez nettement que les Champignons et les Algues ont pris naissance parmi le groupe des Flagellés qui possèdent une nutrition animale ou saprophytique ; les Flagellés eux-mêmes ont eu pour ancêtres des Rhizopodes à nutrition animale.

La nutrition animale n'était au début qu'une sorte d'incorporation directe ; s'effectuant entre des protoplasmes de composition identique, elle n'exigeait pas de travail digestif compliqué ; aussi n'observait-on pas de résidus excrémentitiels ; ceux-ci n'ont apparu que plus tard, alors que la composition des protoplasmes était devenue très différente.

Ce que nons avançons là n'est pas une simple vue de l'esprit ; la formation des plasmodes qui a lieu encore dans les organismes primordiaux, tels que les Vampyrelles, les Monadinés zoosporées, etc., rappelle ce qu'était l'incorporation directe du protoplasma. On peut encore la produire expérimentalement ; il suffit d'isoler par mérotomie une portion plus ou moins considérable du protoplasma de la *Gromia fluviatilis* par exemple. « Il arrive souvent qu'au bout d'un certain temps les pseudopodes de l'être nucléé viennent au contact de ceux de la masse isolée.

Quand cela a lieu après quelques instants seulement de séparation, la soudure est immédiate. La masse sarcodique totale s'est accrue d'une certaine quantité de substance *ayant la même constitution qu'elle :* c'est un cas de *nutrition* indéniable, puisqu'il y a eu *addition;* c'est un cas de nutrition *directe,* puisque la substance ajoutée n'a pas besoin d'être modifiée en quoi que ce soit avant de faire corps avec le sarcode total dont elle ne change pas la composition (1). »

L'autophagie est donc une propriété primitive du protoplasma ; on la trouve encore dans la formation des plasmodes et on peut la produire expérimentalement.

Ce mode de nutrition est forcément très imparfait; il ne peut guère servir qu'à rétablir l'équilibre entre des protoplasmes de vigueur différente; il permet encore, par une déviation de sa signification ordinaire, aux nombreuses zoospores des Myxomycètes, de s'unir en larges plasmodes ; son rôle est cependant très effacé.

Il a suffi de quelques circonstances que nous allons chercher à préciser pour transformer cette autophagie indifférente en autophagie sexuelle.

D'un côté, l'autophagie primitive s'est modifiée en nutrition ordinaire qui a permis aux Protistes de se manger entre eux, alors même qu'ils appartenaient à des espèces fort différentes : ces Protistes sont arrivés à utiliser les éléments des substances inorganiques, et à partir de ce moment la persistance de la vie se trouvait assurée à la surface du globe; il fallait toutefois pour cela que l'aliment ne fît jamais défaut.

Or, nous savons qu'il n'en a pas été ainsi; le milieu nutritif s'épuise ou se dessèche : de longues périodes de

(1) F. Le Dantec : *Etudes biologiques sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XXVI, 1894, p. 84).

jeûne se sont produites à de fréquents intervalles dans le développement des espèces ; nous avons vu précédemment, p. 14-16, comment, dans ces conditions, l'autophagie primitive est devenue autophagie sexuelle.

Celle-ci ne se borne plus à une simple incorporation de protoplasmes qui n'a d'autre résultat que de réaliser un équilibre assez indifférent ; les deux individus qui se mangent réciproquement fusionnent leurs noyaux en un seul ; il y a en même temps une condensation du protoplasma.

On peut comparer le profit immédiat que l'espèce retire de cette combinaison à celui que produit la réunion de deux domaines voisins en un seul, dans un moment de crise agricole ; les frais généraux ayant diminué, le propriétaire arrive à réaliser des bénéfices, alors que précédemment la situation se réglait par un déficit.

En résumé, nous considérons la reproduction sexuelle comme n'étant qu'une *modification* de l'autophagie primitive ; son apparition a été déterminée par une *interruption* dans la nutrition ordinaire.

Cette manière de voir, qui n'avait probablement jamais été jusqu'ici formulée dans ces termes, permet de comprendre un certain nombre de faits qui se rattachent à cette question de la sexualité.

1° L'autophagie sexuelle étant une variation fixée sous l'influence des nécessités de la nutrition, on s'explique que les organismes inférieurs soient dépourvus de sexualité ; ils ne possèdent que des plasmodes.

2° L'autophagie sexuelle une fois établie s'est conservée dans l'évolution des espèces animales et végétales avec ses mêmes caractères essentiels. Cela tient à une parenté commune des Métazoaires et des Chlorophytes avec les Flagellés ; quelques déviations de peu d'importance se sont produites dans les Champignons qui ont la même origine que les groupes précédents et dans les Infusoires dont la filiation est moins nette.

3° L'autophagie sexuelle et la nutrition animale représentent des modifications de l'autophagie primitive : elles ont conservé des caractères communs ; il y a incorporation de protoplasma dans un autre ; l'affinité qui préside à la réunion des éléments reproducteurs rappelle celle qui permet à un organisme de faire un choix dans ses aliments ; elle rappelle aussi l'attraction qui dirige un parasite vers son hôte.

4° Dans les organismes pluricellulaires, la nutrition ordinaire et l'autophagie sexuelle ont subi une localisation parallèle ; certaines cellules ont seules continué à remplir le rôle qui, dans les êtres unicellulaires, incombait à la cellule tout entière.

Chacun de ces points mériterait d'être développé longuement. Si, comme nous le pensons, la reproduction sexuelle a bien la signification que nous lui attribuons, les opinions formulées jusqu'ici sur le but de la fécondation doivent être toutes plus ou moins modifiées. Ainsi, il n'y a pas lieu de s'arrêter à l'explication de Spencer d'après laquelle le but principal de la reproduction sexuelle est d'occasionner un nouveau développement en détruisant cet état d'équilibre approximatif où sont arrivées les molécules des organismes procréateurs ; il n'est pas plus exact, semble-t-il, de penser avec Boveri que le but de la fécondation est d'apporter à l'œuf avant tout un centrosome et accessoirement la chromatine du noyau mâle ; la nécessité de la conjugaison ou de la fécondation n'est pas davantage une conséquence de la réduction du nombre des chromosomes, ou d'une dissymétrie moléculaire.

A la suite des belles recherches de Fol (1) sur les Echinodermes et de Guignard sur les Phanérogames (2), on a

(1) H. Fol : *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation* (Archiv. des sc. phys. et nat., Genève, t. XXV, 1891).
(2) L. Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. des sc. natur., Bot., t. XIV, 1891).

défini la fécondation : la fusion de deux *demi-noyaux* et de quatre *demi-centrosomes* en un seul noyau et deux centrosomes. Le rôle des centrosomes a été fort discuté ; il semble même, d'après de récents travaux, que leur présence est loin d'être constante (1) ; nous pouvons les passer sous silence pour reporter notre attention sur les noyaux copulateurs.

Le fait que les noyaux sexuels renferment chez les plantes supérieures et les Métazoaires un nombre moitié moindre de chromosomes que les noyaux des cellules ordinaires, devait conduire logiquement à les considérer comme des demi-noyaux; on a vu ensuite tout naturellement dans cette structure incomplète la cause de la conjugaison et de la fécondation : or, si l'on adopte nos idées sur l'évolution de la sexualité, l'interprétation de tous ces phénomènes change et devient beaucoup plus compréhensible.

Les deux individus copulateurs ont, dans l'autophagie sexuelle, mélangé leurs noyaux en un seul ; rien n'autorise à penser que ces noyaux avaient un nombre de chromosomes inférieur à celui des parents ; on pourrait tout au plus, comme on l'a fait, invoquer une usure de la chromatine due à la nutrition ; mais elle n'expliquerait en rien la réduction chromatique qui porte à la fois sur le *nombre* des chromosomes et sur la *quantité* de nucléine qu'ils renferment.

Selon nous, les noyaux copulateurs sont des noyaux ordinaires et le noyau sexuel est un *noyau double.*

Dès lors, on comprend la nécessité d'une réduction chromatique ; sans elle, le nombre des chromosomes doublerait à chaque génération. S'il est naturel de penser qu'elle s'est d'abord effectuée à la germination de l'œuf,

(1) David Mottier : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosachs* (Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. XXXI, Heft 1, 1897).

il n'y a rien d'invraisemblable à admettre qu'elle s'est ensuite reportée, dans le courant de l'évolution, à un autre stade du développement, si ce retard s'est trouvé avantageux pour l'organisme.

Quel que soit l'endroit où cette réduction s'opère, elle présente en général les mêmes caractères ; à la prophase, le noyau double ne présente plus que le nombre normal n de chromosomes, au lieu de $2\ n$ qu'il avait au stade de repos ; il est naturel de supposer que les chromosomes se sont unis par couples. Deux divisions indirectes de ce noyau double répartissent la nucléine sur quatre noyaux, ce qui fait que ces derniers ont la structure normale et primitive du noyau de l'espèce.

Il ne paraît nullement nécessaire *a priori* que la réduction chromatique s'effectue d'une manière identique chez les animaux et chez les végétaux ; l'autophagie sexuelle a déterminé chez les uns et chez les autres la formation d'un noyau double ; ce noyau doit revenir à sa structure primitive, il est vrai ; mais un même résultat est atteint souvent par des moyens bien différents. Puisque la réduction chromatique, au lieu de constituer la raison d'être de la reproduction sexuelle, n'en est qu'une conséquence, la question de sa similitude chez les animaux et les plantes perd de son importance. Aussi bien n'est-on pas d'accord parmi les naturalistes : les uns tendent à exagérer les différences qui peuvent exister (1) ; d'autres cherchent à les effacer presque entièrement (2). La question n'est pas d'un intérêt capital ; on peut observer dans les végétaux des modifications qui portent principalement sur le mode de répartition de la nucléine du noyau ordinaire ; le nombre des bipartitions du noyau de l'œuf ou de

(1) V. Haecker : *The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by botanits* (Annals of Botany, t. IV, p. 95).

(2) Moore : *On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants* (Id., p. 431).

la cellule-mère n'est pas en effet aussi constant que l'indique la théorie ; il suffit de se rappeler d'une part le mode de germination de l'œuf chez beaucoup de champignons, en particulier les Ascomycètes, et d'autre part le mode de formation de la macrospore dans les Phanérogames.

L'existence d'une double bipartition fournit cependant en général un caractère précieux et d'observation facile pour déterminer dans le développement le moment où s'opère la réduction chromatique ; celle-ci s'étant produite, au début, dans l'œuf, le caractère en question peut servir de guide dans la recherche de la reproduction sexuelle. Prenons par exemple les Champignons supérieurs ; avant nos travaux, on pensait qu'ils étaient dépourvus de sexualité ; l'existence d'une double bipartition amenant la formation de quatre spores sur le promycèle ou la baside aurait pu faire supposer que ces organes provenaient de la germination de l'œuf ; on aurait été dans le vrai. Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les divers mémoires que nous avons consacrés à la reproduction sexuelle des Ustilaginées, des Protobasidiomycètes et des Basidiomycètes (1). Il était réservé à notre ancien élève Sappin-Trouffy d'établir l'existence de la réduction chromatique dans l'œuf et le promycèle des Urédinées (2). C'est encore, à l'heure actuelle, le seul exemple connu dans le groupe des Cryptogames cellulaires, Algues et Champignons.

Il y a pourtant un autre cas qui présente sans doute la même signification. En effet, Klebahn (3) a fait des observations très complètes sur la germination des zygospores dans les genres *Closterium* et *Cosmarium*, et

(1) Consulter : *Le Botaniste*, série III-V.

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, décembre 96).

(3) Klebahn : *Studien über Zygoten* (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXII).

Hertwig a pu les interpréter de la façon suivante : « Chez les Desmidiacées, il s'opère après la fécondation une réduction de la substance nucléaire, qui ramène à la quantité normale la masse de substance nucléaire doublée par la copulation de deux noyaux complets. Le noyau conjugué, au lieu de se diviser en deux noyaux-filles égaux, se divise par deux divisions consécutives immédiatement en quatre noyaux petites-filles égaux ; mais le corps protoplasmique de la zygote ne se divise qu'en deux moitiés et chacune d'elles ne renferme qu'un noyau actif, tandis que deux des quatre noyaux petites-filles disparaissent comme étant devenus superflus (1). »

Klebahn n'a pas vu la réduction du nombre des chromosomes qui doit sans doute précéder la double bipartition du noyau sexuel.

Néanmoins il est établi d'une façon certaine que la réduction chromatique peut s'opérer à la germination de l'œuf ; ce n'est donc pas elle qui détermine la nécessité de la fécondation. Dans ce premier cas, la plante dans tout son développement, dans ses sporophytes comme dans ses gamétophytes, possède des noyaux ayant la structure primitive et normale ; il est encore impossible de dire actuellement jusqu'à quel point cette disposition est générale dans les Thallophytes.

Dans les Cormophytes, la réduction chromatique a été retardée ; elle se trouve reportée soit sur le sporogone dans les Muscinées, soit sur le sporophyte dans les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames ; ce sont les cellules-mères des spores qui, dans le sporange, se comportent comme l'œuf des Urédinées ou la zygospore des Desmidiacées ; elles fournissent chacune quatre spores dans lesquelles le noyau est revenu à la structure primi-

(1) O. Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction C. Julin, Paris, 1894, p. 263.

tive et normale. Si la cause invoquée par Edmond Perrier pour expliquer la réduction chromatique était exacte, elle s'appliquerait aux végétaux ; d'après ce savant, « un élément reproducteur riche en matériaux nutritifs n'ayant plus qu'un noyau usé ou réduit est incapable d'évoluer ; » or nous savons que les spores vont donner naissance à des gamétophytes, sans que le nombre des chromosomes varie ensuite jusqu'à l'anthérozoïde ou l'oosphère.

L'existence d'une réduction chromatique précédant la formation des spermatozoïdes et des ovules dans les Métazoaires n'implique nullement chez ceux-ci la présence d'un stade sporophyte comparable à celui des plantes supérieures, comme certains naturalistes seraient tentés de l'admettre (1). Les générations alternantes des Ptéridophytes et des Phanérogames dérivent directement d'un stade ancestral ; la même démonstration ne saurait être faite pour les Métazoaires. Lorsque ceux-ci présentent dans leur développement des générations alternantes, il ne s'agit que de générations formées par adaptation secondaire comme celle des Urédinées parmi les Champignons.

Remarquons en terminant que chez les animaux comme chez les végétaux ce sont les générations ayant des cellules à noyau double qui ont réagi d'une façon heureuse et durable sous l'influence des divers facteurs de l'évolution ; on ne saurait voir là une coïncidence fortuite. Nous avons vu quel avait été le rôle du mode de nutrition dans l'évolution de la plante ; celui de l'autophagie sexuelle a persisté en l'absence de la cause première qui a provoqué son apparition ; le retard qui s'est produit dans la réduction chromatique a donné à l'organisme une sensibilité d'adaptation qui a permis la transformation graduelle et ininterrompue des espèces.

(1) J. Beard : *On the phenomena of reproduction in animals and plants* (Annals of Botany, t. IX, 1895. — J. Beard et J.-A. Murray : *Reducing division in metazoan reproduction* (Id.).

MÉMOIRE

SUR

LES CHLAMYDOMONADINÉES

OU L'HISTOIRE D'UNE CELLULE

Par **P.-A. DANGEARD**

INTRODUCTION

Les Chlamydomonadinées constituent un groupe de transition qui établit un passage entre les Flagellés et les Chlorophytes ; c'est un des premiers échelons de la série végétale ; la nutrition holophytique s'y montre pour la première fois. Il semble que ce soit aussi chez ces algues ou leurs ancêtres directs que s'est manifestée tout d'abord la sexualité ; il en résulte une alternance dans la reproduction agame et la reproduction sexuelle qui se retrouve dans presque tous les végétaux.

Les Chlamydomonadinées forment donc, il semble, le pivot principal du règne végétal : tout ce qui touche à leur organisation, à leur structure, à leur développement, intéresse la série entière des Chlorophytes.

Le plan que nous avons tracé récemment de l'évolution végétale dans ses rapports avec la nutrition (1) indique les points qui doivent attirer de préférence l'attention des naturalistes : il est certain qu'une étude approfondie des

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série, 26 mars 1898).

Chlamydomonadinées était devenue nécessaire : on le comprendra mieux après avoir parcouru ce travail.

Nos recherches ont porté principalement :

1° *Sur la distinction, dans la cellule, du protoplasma proprement dit et du chromatophore.*

Dans presque tous les cas, les doubles colorations nous ont permis d'établir une limite nette entre le protoplasma et le chloroleucite ; nous avons réussi de la sorte à compléter certaines descriptions et à rectifier de nombreuses erreurs. L'unique chloroleucite de la cellule a parfois sa masse traversée par des trabécules protoplasmiques. La structure du protoplasma est homogène ou granuleuse ; on y distingue parfois un réticulum à mailles fines; celle du chloroleucite est alvéolaire; les alvéoles de grandeur variable contiennent les grains d'amidon.

2° *Sur la structure du noyau et son mode de division.*

La structure du noyau varie beaucoup plus qu'on ne l'a supposé; c'est ainsi que l'intervalle compris entre la membrane nucléaire et le nucléole reste parfois complètement insensible à l'action des réactifs; plus souvent, il se colore uniformément en rouge ou en bleu; enfin, on peut y distinguer des granulations chromatiques à l'état de fin pointillé; lorsqu'elles sont plus grosses, on aperçoit, assez rarement du reste, un réticulum de linine.

La karyokinèse est de règle dans cette famille; la découverte de la division indirecte dans presque tous les genres (*Chlorogonium, Phacotus, Carteria, Chlamydomonas*) constitue l'un des résultats les plus importants de ce travail. Nous avons réussi à compter le nombre des chromosomes qui est constant dans une même espèce, mais variable dans les espèces voisines et les différents genres ; les divers stades de la karyokinèse rappellent ceux que l'on a décrits dans les plantes supérieures.

3° *Sur le mode de bipartition de la cellule dans la formation des zoospores et des gamètes.*

Les cloisons et par suite les lignes de séparation des cellules-filles sont perpendiculaires au fuseau achromatique. Celui-ci, d'autre part, a une orientation qui dépend, en grande partie tout au moins, de la disposition relative du protoplasma et du chloroleucite dans la cellule ; il en résulte que nous connaissons maintenant la raison principale qui fait que les divisions sont tantôt longitudinales, tantôt transversales.

4° *Sur le mode de réduction du nombre des chromosomes.*

Le nombre des chromosomes est le même dans les sporanges ordinaires et dans les gamétosporanges ; nous nous sommes assuré qu'il reste constant chez ces derniers au cours des bipartitions successives. La réduction chromatique n'a donc pas lieu avant la fécondation, ce qui vient à l'appui des idées que nous avons émises tout récemment sur la signification de la reproduction sexuelle (1). Il est tout à fait probable que cette réduction se fait à la germination de l'œuf.

5° *Sur les phénomènes de fécondation.*

Dans les deux gamètes qui s'unissent pour former l'œuf, les noyaux qui se fusionnent ne présentent aucune différence sensible ni de grosseur ni de structure; on y distingue un nucléole et en général des granules chromatiques. Il se produit une attraction manifeste entre les deux noyaux qui arrivent au contact; en ce point la membrane nucléaire disparaît; les deux nucléoles restent quelque temps distincts, puis se fusionnent en un nucléole unique qui augmente de volume, ainsi que le noyau lui-même. En somme, la fusion des noyaux se présente exactement comme dans la baside ou l'asque des champignons supérieurs (2), comme dans l'oogone d'un *Œdogonium* ou d'une Vaucherie.

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 52-63.
(2) Consulter : Le Botaniste, série IV-V.

Ce mémoire est précédé d'un historique et d'une indication des méthodes d'observation.

Il est divisé en deux parties.

La première partie comprend la description des espèces observées au cours de ce travail.

La seconde partie est consacrée à des considérations générales sur la structure et le développement des Chlamydomonadinées.

HISTORIQUE

Nous nous bornerons, dans cet historique, à donner une courte analyse des travaux les plus récents sur les Chlamydomonadinées ; les autres, indiqués seulement par leur titre dans la liste ci-dessous, ont déjà été, pour la plupart, signalés dans nos précédentes publications (29-30-32) ; le lecteur pourra s'y reporter, s'il le juge à propos.

A. Bibliographie ancienne.

1. Girod-Chantrans : *Recherches chimiques et microscopiques sur les Conferves, Bisses, Tremelles.* Paris, 1802.

2. Ehrenberg : *Die infusionsthierchen als volkommene organismen.* Leipzig, 1838.

3. Carter : *On the fecundation in Eudornia elegans and Cryptoglena* (Ann. of natural history, 1838).

4. Dujardin : *Histoire naturelle des Zoophytes.* Paris, 1841.

5. Flotow : *Ueber Hæmatococcus pluvialis* (Nov. Act. Acad. C. L. C. Natur. Cur., vol. XX).

6. Weisse : *Ueber die Vermehrungsweise des Chlorogonium euchlorum* Ehr (Bulletin soc. imp. de Moscou; VI, 1848. — Archiv. f. Naturgesch, 1848, I).

7. Bailey J. W. : *Microscopical observat. made in South Carolina, Georgia and Florida* (Smithsonian's Contribution, vol. II, 1850).

8. Cohn : *Nachträge zur Naturg. d. Protococcus pluvialis* (Nova Acta, Acad. C. L. C. Natur. Cur., vol. XXII, 1850).

9. Braun : *Verjungung in der Natur.* Leipzig, 1851.

10. Thuret : *Recherches sur les zoospores des Algues.* Paris, 1851.

11. Perty : *Zur Kenntniss Kleinster Lebensform.* Berne, 1852.

12. Cohn : *Untersuchungen uber die mikroskopischen Algen und Pilze*, 1853.

13. Schneider A. : *Beiträge zur Naturges. der Infusorien* (Muller's Archiv. f. Anat und Physiologie, 1854).

14. Fresenius : *Beiträge zur Kenntniss mikoskopischer Organismen* (Abhand. der denkerbergischen Gesellschaft, 1856).

15. Weisse : *Eine Kleine Zugabe zu A. Schneider Beitrage zur Naturgeschichte der Infusorien* (Muller's Archiv. f. Anat. u. Physiol. 1856).

16. Cienkowski : *Uber einige Chl. Glococapsen* (Bot. Zeit., 1865).

17. Cienkowski : *Uber Palmellaceen und Flagellaten* (Archiv. fur. mikr. Anat., Bd. VI, 1870).

18. Rostafinsky : *Beobachtungen uber Paarung der Schwarmsporen* (Bot. Zeit., 1871).

19. Goroschankin : *Versuch einer verg. Morphologie der Volvocineen* (Nachr. der K. Gesellsch. fur Natur., Moscou, XVI, 1875).

20. Rostafinsky : *Quelques mots sur l'Hæmatococcus lacustris* (Mémoires de la Société des sciences naturelles de Cherbourg, t. XIX, 1875).

21. Reinhardt : *Die Copulation der zoosporen bei Chlamydomonas, pulvisculus* (Arb. der Nat. Gesellsch. Charkoff, X, 1876).

22. Stein : *Der Organismus der Infusionsthiere* (III. *Abth., Flagellaten*, Leipzig, 1878).

23. Kent-Saville : *A manual of Infusoria*. London, 1881.

24. Krassilstschik J. : *Zur Naturgeschichte und über die systematische Stellung von Chlorogonium euchlorum* Ehr (Zool. Anzeiger, V, 1882).

25. Falkenberg : *Die Algen im weitesten Sinne* (Handbuch der Botanik de Schenk, 1882).

26. Butschli O. : *Mastigophora* (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, 1883-1886).

27. Klebs G. : *Uber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien* (Unters. an d. Botan. Instit. zu Tubingen, 1881-1885).

28. Blochmann : *Uber eine neue Hæmatococcus art*, Heidelberg, Carl Winter, 1886.

29. Dangeard : *Recherches sur les Algues inférieures* (Ann. des sciences naturelles, VIIe série, Bot., t. VII, 1888).

30. Dangeard : *La sexualité chez quelques Algues inférieures* (Journal de Botanique, 1888).

31. Klebs G. : *Bot. Zeit*, nº 13, 29 mars 1889.

32. Dangeard : *Mémoire sur les Algues* (Le Botaniste, 1re série, 1889).

B. Bibliographie nouvelle.

Nous signalerons en premier lieu deux mémoires remarquables dus au professeur Goroschankin.

Le premier donne une description détaillée du *Chlamydomonas Braunii* Goros ; la phase végétative, la conjugaison des gamètes, la fusion des noyaux, la germination des zygotes, le développement de formations palmelloïdes y sont représentés dans deux magnifiques planches (33).

Le second mémoire (34) qui a pour titre *Chlamydomonas Reinhardi* (Dangeard) *und seine verwandten*, contient la description de neuf espèces que l'on peut distinguer au moyen de la table suivante qui indique en même temps leurs particularités de structure.

1	Un pyrénoïde : chromatophore entier. .	2
	Pas de pyrénoïde : chromatophore perforé.	*C. reticulata* Goros.
2	Deux flagellums	3
	Quatre flagellums	*C. multifilis* Fresenius.
3	Noyau au-dessus du pyrénoïde : chromatophore en forme de coupe	4
	Noyau au-dessous du pyrénoïde : chromatophore souvent en forme d'anneau.	*C. Kuteinikowi* Goros.
4	Deux vacuoles pulsatiles : zygote avec membrane lisse, rarement avec de petites éminences	5
	Trois vacuoles pulsatiles ou davantage : zygote avec une membrane nettement épineuse étoilée	*C. Perty* Goros.
5	Flagellum aussi long que le corps ou plus long.	6
	Flagellum plus court que le corps ; chromatophore souvent strié longitudinalement	*C. Steinii* Goros.
6	Tache rouge en forme de demi-sphère ou de disque ; pyrénoïde globuleux (1-3). .	7
	Tache rouge en forme de bâtonnet ; pyrénoïde recourbé	*C. Braunii* Gorosch.
7	Pyrénoïde au milieu du corps ; rarement 2 ou 3	8
	Deux pyrénoïdes ; l'un au-dessus, l'autre au-dessous du noyau	*C. metastigma* Stein.

(33) Goroschankin : *Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und System. der Chlamydomonaden.* I, Moscou, 1890.

(34) Goroschankin : *Beiträge zur*, etc. II, Moscou, 1891.

8	Flagellum une et demie fois plus long que le corps ; aucune trace de membrane verruqueuse	9
	Flagellum de la longueur du corps ; membrane verruqueuse	*C. De Baryana* Goros.
9	Corps ovale, pyrénoïde souvent excentrique ; parfois deux ou trois groupés ensemble ; zygote avec une membrane légèrement épineuse	*C. Ehrenbergii* Goros.
	Corps sphérique, rarement en forme d'ellipse ; un pyrénoïde postérieur ; zygote avec membrane lisse.	*C. Reinhardi* Dangeard.

Le seul examen de ce tableau montre avec quel soin a été composée cette monographie des *Chlamydomonas ;* nous observerons toutefois qu'une espèce étudiée par nous sous le nom de *Ch. Morieri* et bien caractérisée par la façon dont se comportent les gamètes pendant la fusion en zygote, est désignée ici sous le nom de *Chl. Ehrenbergii* : ce dernier nom est ainsi un synonyme qui doit régulièrement être abandonné ; quelques autres observations trouveront leur place plus loin.

Artari, dans un mémoire sur les Protococcoideæ (35), décrit incidemment une nouvelle espèce, le *Chlamydomonas apiocystiformis* : elle est, d'après l'auteur lui-même, très voisine du *Ch. De Baryana* Gorosch. dont elle ne diffère que par la forme de la tache oculaire et la longueur des flagellums.

Cette espèce doit son nom à la façon dont les zoospores, après quelque temps de mouvement, se fixent sur un substratum, perdent leurs cils, épaississent leur membrane et donnent naissance à deux ou quatre cellules arrondies.

On doit à M. Golenkin un travail sur le *Phacotus angulosus*, qu'il désigne avec Seligo sous le nom de *Pteromonas alata*.

(35) Artari : *Untersuchungen über die Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen*. Moskau, 1892, p. 39-40.

D'après lui (36), les noms de *Phacotus angulosus* Stein, *Cryptoglena angulosa* Carter et *Pteromonas alata* Cohn sont synonymes; dès lors, nous ne voyons pas pourquoi cet auteur conserve le nom de *Pteromonas alata,* qui est le plus récent (1884) (37).

On peut à la rigueur admettre que l'espèce en question diffère génériquement du *Phacotus lenticularis ;* il n'y a là qu'une question d'appréciation ; mais en tout cas, si l'on veut conserver le nouveau genre *Pteromonas*, la loi de priorité exige que l'espèce soit désignée sous le nom de *Pteromonas angulosa*.

Seligo a donné à ses figures une teinte bleue qui a conduit Hansgirg à placer cette espèce, avec doute cependant, parmi les Cyanophycées (38) ; De Toni, dans son Sylloge, montre la même hésitation (39). Wille adopte la dénomination de *Pteromonas alata*, mais il conserve avec raison ce genre dans les *Phacoteæ* (40).

Schmidle étudie avec beaucoup de soin le *Chlamydomonas Kleinii sp. nov.*, qui n'est autre chose que le *Ch. grandis* St. Dans ce travail, on trouve non seulement l'indication du mode de formation des sporanges et des œufs, mais aussi des essais intéressants de culture dans des milieux nutritifs (41). Les résultats de ces cultures montrent que, sous l'influence de changements dans le mode de vie, les individus varient légèrement, mais la situation respective des organes reste la même.

(36) M. Golenkin : *Pteromonas alata* Cohn. *Ein Beitrag zur kenntniss enizelliger Algen* (Bulletin soc. imp. des naturalistes de Moscou, n° 2, 1891).

(37) Seligo : *Untersuchungen über Flagellaten* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, 1884).

(38) Hansgirg : *Addenda in synopsis generum subgenerumque Myxophycearum* (Notarisia, vol. IV, p. 658, 1889).

(39) De Toni : *Sylloge Algarum*, vol. I. Patavii, 1889.

(40) Wille : *Volvocaceæ* (Engler-Prantl. Die naturl. Pflanzenfamilien, I, Theil, II Abth., Leipzig, 1890).

(41) Schmidle : *Chlamydomonas Kleinii* (Flora, 1893, I, p. 16-26).

Cette conclusion n'est pas sans importance, car elle va à l'encontre des idées de Francé. Celui-ci, dans une revision du genre *Chlamydomonas* (42), n'accorde, en effet, aucune valeur à la plupart des caractères considérés par Goroschankin comme spécifiques ; il n'admet comme espèces valables que les suivantes :

Dans le genre *Chlamydomonas* : *C. pulvisculus* Ehrbg., *C. tingens* Br., *C. obtusa* Br., *C. Morieri* Dang., *C. halophila* Fr.

Dans le genre *Carteria* : *C. multifilis* Frés., *Carteria minima* Dang., *Carteria Klebsii* Fr. (*Pithiscus Klebsii* Dang.).

La position relative des organes n'entre aucunement en ligne de compte dans cette classification : c'est ainsi que sous le nom de *Ch. obtusa* Br., l'auteur réunit les *C. grandis* St., *C. obtusa* Cohn, *C. operculata* St., *C. obtusa* Br., *C. Steinii* Gorosch.

Malheureusement ce travail ne s'appuie sur aucune preuve expérimentale ; il est d'ordre purement spéculatif.

Le même reproche ne saurait être adressé au mémoire de Dill (43) : c'est l'un des plus importants qui aient été publiés sur ce sujet. Dill a entrepris de nombreuses cultures comparatives dans des milieux différents : eau pure, liquide de Knop, tourbe ; elles ont été faites dans les conditions les plus variées ; cependant l'organisation générale de ces algues ne s'est pas modifiée ; la situation relative des organes est restée la même : on observe seulement des différences dans l'épaisseur de la membrane : pour une seule espèce, le *Ch. longistigma*, la culture en milieu nutritif a produit une division du pyrénoïde.

Les espèces nouvelles décrites par Dill sont :

Dans le genre *Chlamydomonas* : *C. longistigma*, *C. parie-*

(42) Francé : *Zur Systematik einiger Chlamyd.*, 1892.

(43) O. Dill : *Die Gattung Chlamydomonas und ihre nachsten Verwandten* (Jahrb. für wiss. Botanik, XXVIII, 1895).

taria, *C. pisiformis*, *C. angulosa*, *C. gigantea*, *C. stellata*, *C. gloeocystiformis*.

Dans le genre *Carteria* : *C. obtusa*.

Pour la première fois, les espèces de *Chlamydomonas* sont groupées d'après la façon dont elles se divisent.

Le genre *Chlorogonium*, voisin des *Chlamydomonas*, a été l'objet d'un travail tout récent de Francé (44).

Ce genre s'est enrichi également d'une espèce nouvelle, le *Chlorogonium tetragamum*, qui vient d'être décrite par Knut Bohlin (45) ; ce dernier étudie en même temps deux espèces d'algues inférieures remarquables par des prolongements en forme de bras : elles font partie des Chlamydomonadinées : l'auteur crée pour ces algues le nouveau genre *Brachiomonas*, dans lequel elles prennent place sous le nom de *B. submarina* et *B. gracilis*.

Nous avons rencontré la première de ces espèces, il y a une dizaine d'années, au laboratoire de Luc-sur-Mer, dans une eau qui séjournait depuis quelque temps au fond d'un bateau abandonné sur la grève; son aspect singulier nous avait frappé et nous avions suivi son développement, sans réussir à observer la formation des gamètes. Cette lacune nous avait empêché de donner immédiatement la diagnose de cette algue. Nos dessins s'étant ensuite égarés, nous avions reculé devant une description faite de souvenirs trop peu précis : tout au moins, pouvons-nous indiquer ce second habitat, dont pourront profiter ceux qui fréquentent le Laboratoire en question.

Signalons, en terminant cet historique, quelques données fournies incidemment sur les Chlamydomonadinées par le professeur Chodat de Genève. Ce savant, dont les travaux

(44) Francé : *Uber die organisation von Chlorogonium* (Termesz. Füzetek., v. XX, 1897).

(45) Knut Bohlin : *Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen* (Ofversight of. Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, 1897, nº 9, Stockholm, 1897).

sur les algues sont bien connus, décrit (46) quelques stades du *Chlamydomonas intermedius*, espèce très voisine du *Chlamydomonas Reinhardi* Dang. (1).

Nous devons encore signaler comme nouveautés : *Chl. pertusa* Chod., *Chl. stellata* Chod., *Pteromonas angulosa* Ch. (47). La première espèce se rapproche de *Ch. grandis* Stein, par la présence de deux pyrénoïdes, l'un antérieur, l'autre postérieur ; la fenêtre placée entre ces pyrénoïdes correspond sans doute à la place occupée par le noyau et le protoplasma incolore ; les deux autres espèces devront être l'objet de nouvelles études.

MÉTHODES D'OBSERVATION

Les Chlamydomonadinées se rencontrent un peu partout; on les trouve dans les mares, les réservoirs, les bassins de toutes sortes et même dans les sources. Quelques espèces affectionnent les eaux renfermant des substances organiques, d'autres recherchent les eaux de pluie; elles sont tantôt mélangées à d'autres algues, tantôt à l'état de cultures presque pures. Si l'on connaît un bassin renfermant d'ordinaire plusieurs espèces, on réussira souvent à les obtenir séparément en variant les heures et les jours des récoltes.

Pour les méthodes de fixation et de montage, le lecteur consultera avec profit les livres spéciaux de technique histologique (2); nous nous bornerons dans ce court

(46) Chodat: *Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoïdées* (Bulletin de l'herbier Boissier, vol. II, n$_o$ 9, 1894).

(1) Mon *Chlamydomonas intermedius* est peut-être votre *Ch. Reinhardi* (lettre ouverte à l'auteur).

(47) Chodat : *Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoïdées* (Laboratoire de Botanique de l'Université de Genève, 3e série, IVe fascicule, 1896).

(2) Henneguy : *Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique*. Paris, Octave Doin, 1887. — Zimmermann : *Die morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes*. Iéna, 1896. Etc.

exposé à l'indication des procédés qui nous ont le mieux réussi.

Sauf de très rares exceptions, nos échantillons ont été fixés à l'alcool absolu soit immédiatement après la récolte, soit dans le courant des cultures, au moment que nous jugions le plus favorable ; pour quelques-unes, nous nous sommes servi du liquide de Flemming sans que les résultats aient été meilleurs. Le procédé suivant est commode : on promène à la surface de l'eau des cultures une lamelle qui se charge des algues venues en grand nombre au contact de l'air, et on plonge directement cette lamelle dans le liquide fixateur. En répétant l'opération plusieurs fois, on arrive à obtenir ainsi une quantité suffisante de matériaux pour l'étude.

Notre objectif principal était l'étude de la karyokinèse dans ces algues ; comme elles se multiplient avec une très grande rapidité, nous pensions qu'il était facile de rencontrer des noyaux en division. Or, en réalité, il faut souvent passer en revue des centaines d'individus avant de rencontrer un seul cas de mitose ; encore est-il nécessaire d'avoir choisi, pour la fixation, des cultures renfermant de nombreux sporanges en formation.

Pour la coloration et le montage, comme il s'agit de cellules isolées et très petites, il est nécessaire de prendre quelques légères précautions dans le transport des objets et leur désydratation ; on peut ainsi se dispenser d'avoir recours à l'inclusion dans la paraffine et à la méthode des coupes en série, si usitée en pareil cas. Nous prenons les dépôts accumulés au fond des cuvettes, après la fixation, avec une simple pipette, et nous les transportons dans un verre de montre où ils sont soumis à l'action des réactifs colorants.

A) La méthode qui nous a fourni les meilleurs résultats, surtout pour la distinction du protoplasma et du chloroleucite, consiste dans l'action successive du picro-

carmin et de l'hématoxyline ; mais il est plus commode et souvent aussi plus avantageux de verser dans la cuvette deux ou trois gouttes de picro-carmin de Weigert et d'ajouter aussitôt quelques cristaux d'hématoxyline. S'il s'agit de l'étude des noyaux en division, il y a grand avantage à employer des degrés variables de coloration ; cette remarque s'applique d'ailleurs également à la méthode suivante.

B) Dans une solution aqueuse de fuchsine acide, on place quelques cristaux d'hématoxyline : si la coloration est bien réussie, les stries du fuseau achromatique se voient avec la plus grande netteté, ainsi d'ailleurs que les chromosomes : ces derniers sont tellement distincts qu'il devient possible, malgré leur petitesse, de les compter.

C) Une double coloration avec le picro-carmin et le bleu de Löffler différencie nettement le protoplasma et le chloroleucite.

D) Après une double coloration au picro-carmin et à l'hématoxyline, le bleu de Löffler laisse le noyau et le protoplasma colorés en rose ; les pyrénoïdes prennent une couleur bleue.

E) Le mélange de bleu de Löffler et de fuchsine acide colore en bleu foncé les pyrénoïdes.

Les résultats sont d'ailleurs un peu variables selon la durée de la coloration et aussi selon la nature des individus.

F) Nous n'avons jamais réussi la méthode de Flemming au violet de gentiane, safranine et orange ; elle exige des manipulations nombreuses, dont quelques-unes d'une durée très courte, ce qui est presque impossible avec des cellules isolées ; pour l'employer avec succès, il aurait fallu avoir recours à l'inclusion dans la paraffine. En présence des belles préparations que nous obtenions autrement, nous avons renoncé à cette méthode.

G) La rubine S et la coccinine peuvent être employées avec succès pour colorer les pyrénoïdes.

On a recommandé récemment, pour l'étude des algues en préparations durables, un certain nombre de réactifs, tels que le rouge de Magdala seul ou associé au bleu d'aniline, etc. (1); après les avoir essayés, nous avons continué à donner la préférence aux méthodes indiquées plus haut, lorsqu'il s'agit des détails cellulaires.

Les objets colorés peuvent être examinés dans l'eau, dans la glycérine étendue, dans la glycérine gélatinée, etc.; ces divers milieux ont leur utilité pour certains détails; mais c'est encore le baume de Canada au xylol que nous préférons, lorsqu'il s'agit de conserver les préparations pour une étude ultérieure; les objets traités par l'hématoxyline et le picro-carmin conservent particulièrement bien leur coloration. La grande difficulté est d'obtenir une déshydratation suffisante; pendant les décantations que l'on est obligé de faire pour arriver à l'alcool absolu, beaucoup d'individus se perdent. Il est quelquefois utile, lorsqu'on ne dispose que d'un nombre restreint d'échantillons, de remplir la cuvette d'essence de girofle, lorsqu'on juge la déshydratation à peu près suffisante; on enlève ensuite l'excès d'essence de girofle, lorsque le dépôt est formé, et on transporte ce dernier directement dans le baume.

(1) Pfeiffer de Wellheim: *Préparation des algues d'eau douce*, traduction J. Chalon (Bulletin Société Belge de microscopie, t. XXIV).

PREMIÈRE PARTIE

Cette première partie comprend la description des espèces que nous avons rencontrées depuis un an environ : elles sont assez nombreuses. Il est vrai que nous aurions pu nous borner, comme on le fait souvent dans les recherches histologiques, à l'étude de deux ou trois types, et ensuite généraliser. Nous ne regrettons pas d'avoir étendu nos observations au plus grand nombre possible de genres et d'espèces ; si, en effet, la karyokinèse se présente avec des caractères à peu près identiques partout, il n'en est pas de même de la structure proprement dite ; les descriptions les plus récentes ne peuvent donner qu'une idée incomplète et souvent inexacte des rapports du chloroleucite et du protoplasma ; elles ne laissent même pas soupçonner les grandes variations que l'on peut rencontrer dans une même espèce.

GENRE CHLOROGONIUM.

Le genre *Chlorogonium* est celui qui devait prendre place naturellement en tête de ce travail ; il forme la transition entre les Flagellés incolores et les algues inférieures à chloroleucite différencié. Les auteurs qui l'ont étudié ont parlé simplement de chlorophylle dissoute dans le protoplasma ; Francé est le premier qui ait décrit des chloroleucites distincts (44) ; encore faut-il ajouter que les caractères qu'il leur attribue sont inexacts. Le degré de différenciation du protoplasma et du chloroleucite est variable dans les échantillons récoltés à différents endroits, et il est encore impossible, à l'heure actuelle, de se pro-

noncer sur la valeur de ces différences. Sont-elles fixes et par là même suffisantes pour caractériser des variétés ou même des espèces ? Il serait prématuré de répondre par l'affirmative.

Chlorogonium euchlorum Ehrb.

Le *Chlorogonium euchlorum* pouvant être considéré comme très voisin des Flagellés incolores, il était intéressant d'étudier avec détails la structure de cette algue et de voir comment la chlorophylle s'était introduite au sein du protoplasma.

Dans les plantes vertes, il existe des chloroleucites à forme déterminée ; or, tous les auteurs qui ont étudié les *Chlorogonium* ont complètement négligé de nous renseigner sur ces corps ; nous avons admis précédemment (29), à leur exemple, que le protoplasma est imprégné de chlorophylle.

Cependant, Francé a essayé de montrer que cette exception à une règle si générale était le résultat d'une observation insuffisante et trop superficielle : il avait raison, mais il est bon de remarquer que les renseignements qu'il nous donne sur les chloroleucites laissent beaucoup à désirer.

D'après lui, les chloroleucites se présentent tantôt sous la forme de disques, tantôt sous la forme de bandes ; celles-ci, au nombre de deux ou trois, s'enroulent en spirale sous la membrane, rappelant dans leur disposition celle que l'on trouve chez les *Spirogyra*. Les pyrénoïdes ne sont pas toujours situés à l'intérieur de ces bandes chlorophylliennes ; ils peuvent être placés dans l'intervalle qui les sépare, et tout à fait à la surface. L'auteur propose deux explications à cette anomalie : ou bien les pyrénoïdes peuvent se trouver quelquefois en dehors des chloroleucites, ce qui est peu vraisemblable ; ou bien il existe,

à l'extérieur des bandes, une couche pariétale chlorophyllienne ; le fait que les intervalles sont colorés faiblement en vert jaunâtre serait de nature à corroborer cette dernière opinion.

Tout cela est loin d'être clair : il devient difficile de savoir ce que sont en réalité les chloroleucites ; peut-être l'incertitude ancienne était-elle préférable, car les questions nouvelles qui se posent, tendent à ébranler des faits d'ordre général. Les pyrénoïdes n'ont jamais été signalés en dehors des chloroleucites : ceux-ci, d'autre part, ne sont pas décomposables en couche interne et couche limitante ; enfin les *Chlorogonium* auraient plusieurs chromatophores, alors que les autres genres de la même famille n'en ont qu'un.

Les observations de Francé sur la disposition du protoplasma des *Chlorogonium* sont plus acceptables ; il est toutefois nécessaire de les rectifier et de les compléter ; il faut également en supprimer certaines idées théoriques qui ne peuvent que les fausser.

Stein avait signalé déjà (22) un fin cordon protoplasmique qui, dans un sporange, relie les flagellums au segment antérieur et permet à la cellule-mère renfermant les zoospores de se mouvoir comme un individu ordinaire ; nous avons également figuré ce tractus protoplasmique dans notre premier travail (29). Francé insiste davantage sur cette disposition ; il parle d'un cordon protoplasmique axial, très fin aux deux extrémités de la cellule, plus épais au milieu ; on le reconnaît facilement à la partie antérieure du corps, mais il devient indistinct au niveau du chromatophore. Pour l'auteur, ce n'est pas un cordon plein ; ayant cru voir à son intérieur une ligne claire réfringente, il compare cette sorte de canal aux formations décrites par Kunstler chez les *Cryptomonas*. On sait que celui-ci attribuait à ces derniers une sorte de tube digestif dans lequel des bactéries et d'autres petits corps ana-

logues auraient pu être introduits et digérés (1) ; nous avons dit ailleurs notre avis au sujet de cette opinion (2). Francé se contente d'admettre qu'il n'est pas impossible que l'eau puisse circuler dans ce canal, encore la chose lui semble-t-elle peu probable.

Il nous faut encore ajouter que sous l'influence des idées de Fayod, Francé va beaucoup trop loin en comparant l'organisation d'un *Chlorogonium* à celle d'un spirosparte (3).

Le *Chlorogonium euchlorum* est fusiforme : l'extrémité postérieure du corps est en général terminée en pointe, alors que l'extrémité antérieure s'atténue fréquemment en un col cylindrique. Le diamètre de la cellule (8-12 μ) est le 1/3 ou le 1/4 de la longueur totale (30-50 μ). Sur les individus vivants, le protoplasme semble presque uniformément imprégné de chlorophylle ; à peine trouve-t-on chez certaines zoospores un espace incolore à l'avant et à l'arrière, et quelquefois aussi vers le milieu, au niveau du noyau. Les flagellums ne dépassent guère la moitié de la longueur du corps ; ils sont formés par du protoplasme homogène et leur diamètre est sensiblement le même à la base et au sommet. Le point oculiforme, situé non loin de l'extrémité antérieure du corps, est allongé suivant l'axe et touche à la membrane ; presque à côté, se trouve une vacuole, relativement assez grosse, qui, d'après Klebs, n'est pas contractile ; mais il en existe d'autres au nombre

(1) Kunstler : *Recherches sur la morphologie des Flagellés* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 3e série, 2e année, Paris, 1889).

(2) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2e série).

(3) Nun Chlorogonium wiederholt in grosseren Dimensionen in seiner organisation die structure der Spirosparte. Den Spirofibrillen entsprechen die Chlorophyllbander, dem Axenfaden der longitudinale Axenstrang und den Anschwellungen des Axenfadens konnte man den Zellkern gegenüberstellen.

de 12-16, qui ont été découvertes par Krassilstschik (24) ; elles sont disséminées dans tout le corps ; leur contraction se fait en moins d'une minute. On n'est pas d'accord sur le nombre des pyrénoïdes; nous en avions indiqué cinq ou six dans notre premier travail ; Francé n'en a jamais rencontré davantage sur les individus qu'il a étudiés ; cependant, Krassilstschik parle d'un nombre plus élevé (8-12). En réalité, les individus ordinaires en possèdent quatre ou cinq ; mais dans les cellules-mères destinées à devenir soit des sporanges, soit des gamétosporanges, il en existe davantage et même quelquefois jusqu'à trente-deux.

Structure de la cellule. — Dans l'étude de la structure des *Chlorogonium*, nous devons établir une distinction entre les deux récoltes que nous avons examinées ; sans nous prononcer sur la fixité des caractères différentiels qu'elles nous ont présentés, nous croyons utile cependant de les séparer dans la description.

Variété α. La première récolte a été faite en juillet dernier dans le bassin du Jardin botanique de Poitiers où l'eau est à peu près pure. Ayant remarqué de nombreuses divisions, nous avons fixé vers quatre heures du soir une partie de la récolte, destinant l'autre partie à des observations ultérieures. Le lendemain, la culture était formée en grande partie de zoospores ordinaires, le reste étant constitué par quelques sporanges. Le matin suivant, on ne trouvait plus guère que des gamétosporanges et des gamètes qui effectuaient leur copulation. C'est cette récolte qui nous a servi à faire la plupart de nos recherches sur le développement et sur la karyokinèse des *Chlorogonium*.

Variété β. La seconde récolte à été faite aux environs de Ségrie (Sarthe), au commencement d'octobre, dans une eau fortement chargée de substances organiques et contenant de nombreux Infusoires et Flagellés incolores. Nous avions recueilli l'eau verte dans une bouteille en

verre jaune foncé où elle séjourna pendant 48 heures environ. En établissant nos cultures dans des soucoupes, nous constatâmes que les zoospores étaient restées bien vivantes, malgré les conditions défavorables auxquelles elles venaient d'être soumises. Une partie fut fixée immédiatement, l'autre fut répartie dans des cuvettes : quel-

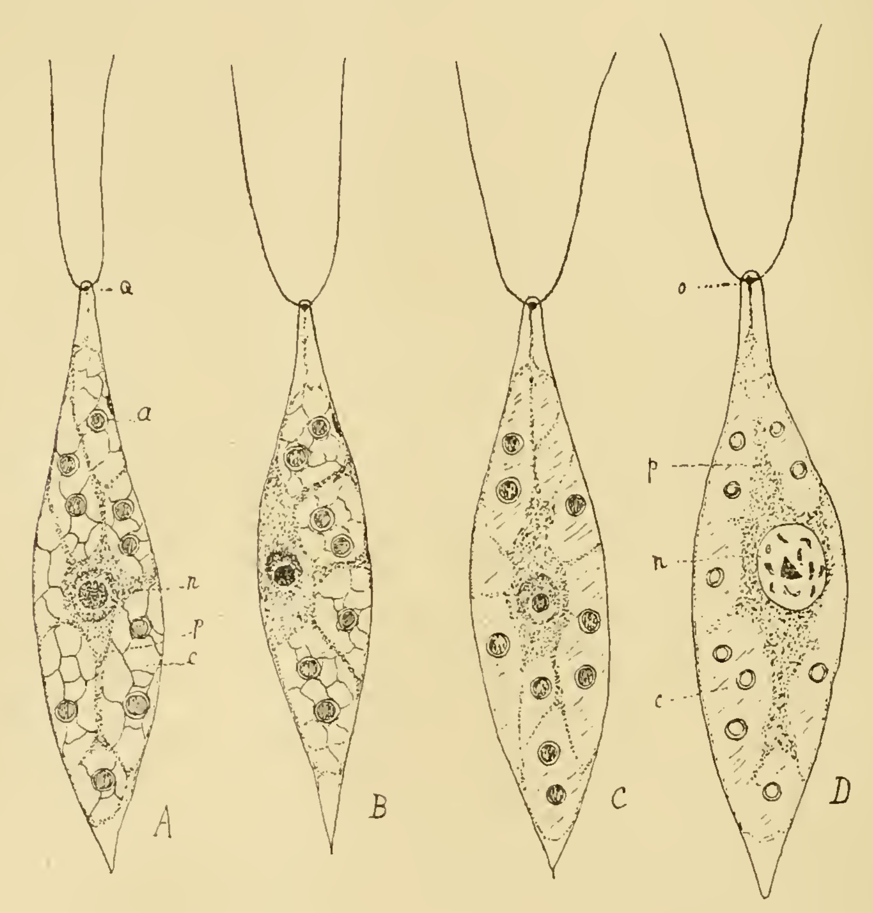


Fig. 1. — Structure du *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. (Grossissement 1000.)

ques-unes des cultures furent additionnées d'un peu de jus de fumier. Nous avons réussi à conserver ainsi jusqu'à ce moment des zoospores vivantes.

Nous allons voir maintenant combien sont considérables les variations de structure de la cellule, dans une espèce considérée comme unique.

L'emploi des doubles colorations permet de distinguer dans la cellule de la variété α deux éléments principaux

très distincts : un cordon de protoplasma qui se ramifie de façon variable et un chloroleucite massif (fig. 1).

La bande protoplasmique est située directement sous la membrane ; elle est donc pariétale. Vers le milieu du corps, elle présente un renflement qui contient le noyau *n*. (fig. 1, A, B). A partir de cet endroit, l'amas de protoplasma, au lieu de se prolonger simplement à l'avant et à l'arrière, donne fréquemment naissance à des trabécules qui rayonnent dans diverses directions (fig. 1, C) ; la plupart restent superficiels et peuvent s'anastomoser, traversant quelquefois la masse entière du chromatophore (B) ; ces trabécules viennent se réfléchir à l'avant et à l'arrière sur le chromatophore, avec une épaisseur variable.

Les deux flagellums sont en relation avec le protoplasma de la manière suivante : ils s'insèrent sur un petit nodule réfringent qui se colore sous l'action des réactifs nucléaires : de ce nodule part un filet mince de protoplasma ; ce filet va s'unir avec le réseau qui recouvre la partie antérieure du chromatophore ; par sa coloration plus foncée, il se voit souvent nettement au milieu du protoplasma ordinaire qui l'entoure. On sait que dans les branchies des lamellibranches, par exemple, il existe à la base de chaque cil un renflement qui se comporte, vis-à-vis des divers réactifs colorants, comme un centrosome, et beaucoup d'auteurs se préoccupent actuellement d'établir les rapports entre les centrosomes et la formation des cils vibratiles chez les animaux et les végétaux (1) ; c'est ce qui rend particulièrement intéressante la présence du petit nodule que nous venons de signaler ; nous ne manquerons pas, dans la seconde partie de ce travail, d'indiquer son rôle et sa signification.

(1) Henneguy : *Sur le rapport des centrosomes avec les cils vibratiles* (Comptes rendus, Acad. sc., n° 13, mars 1898).

La structure intime du protoplasma est bien difficile à préciser ; elle semble le plus souvent homogène et dense comme celle des flagellums, surtout au voisinage du noyau ; lorsque les trabécules se croisent, se juxtaposent ou se ramifient, on peut avoir une apparence réticulée. Lorsqu'on traite des zoospores simplement par l'iode, on voit nettement sur certains individus, à la partie antérieure du corps, un amas de petits granules serrés les uns contre les autres : le même aspect existe quelquefois à la partie postérieure de la cellule, au-dessous du chromatophore ; nous ne retrouvons plus ces granules après l'action des réactifs colorants ordinaires, de telle sorte que l'on pourrait se demander s'ils font partie de la constitution intime du protoplasma ou s'ils correspondent seulement à un produit de son activité.

Nous avons cité cet exemple pour montrer combien il est difficile parfois d'interpréter la structure du protoplasma ; ce n'est pas le lieu d'indiquer ici les nombreuses théories émises à ce sujet. Strasburger, dont l'autorité en histologie est indiscutée, ne distingue plus, il est vrai, que le protoplasma filaire qui préside aux mouvements externes et internes de la cellule et le protoplasma alvéolaire affecté plus spécialement aux phénomènes de nutrition (1). Dans la pratique, cette distinction nous semble insuffisante ; aussi croyons-nous utile d'indiquer le sens des diverses qualifications que nous serons amené à donner au protoplasma dans cette étude des Chlamydomonadinées.

Nous considérons le protoplasma du corps comme une substance homogène au même titre que celle qui constitue les flagellums : nos moyens actuels d'investigation ne permettent pas de la résoudre en ses molécules.

(1) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhaüte* (Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd XXXI, Heft 4, 1898)

Le protoplasma, outre une certaine quantité d'eau d'hydratation qui est incorporée à sa masse sans en rompre l'homogénéité, en renferme souvent à l'état de fines gouttelettes : il est alors *vacuolaire*. Il peut contenir aussi des enclaves qui proviennent de son activité fonctionnelle ; ce sont, par exemple, des granules albuminoïdes ; il est alors plus ou moins grossièrement *granuleux ;* avec des grains d'amidon ou des globules oléagineux, le protoplasma aura l'aspect *alvéolaire*. S'il montre des stries comme dans le fuseau achromatique, on dira que le protoplasma est devenu *filaire*.

Nous ajouterons que le protoplasma est plus ou moins chromatophile ; il l'est quelquefois à un très haut degré, comme nous le verrons dans certains cas pour celui qui entoure directement le noyau ; il reste presque incolore dans les chloroleucites et les flagellums.

Dans la famille que nous étudions, il n'est pas rare de trouver dans le cytoplasme des grains chromatiques qui se colorent d'une façon aussi intense que le nucléole.

Disons tout de suite que dans la variété α du *Chlorogonium*, le protoplasma est très sensible aux réactifs colorants : avec le picro-carmin et l'hématoxyline, il devient rouge ou violet, selon la durée et le mode d'emploi de cette double coloration.

Cette coloration permet de distinguer nettement le chloroleucite ; celui-ci est massif et volumineux. Nous savons déjà que Francé attribue plusieurs chloroleucites spiralés aux *Chlorogonium* ; Klebs (27, p. 339), évite prudemment de se prononcer sur la présence d'un ou plusieurs chromatophores : « Der Form des Korpers entsprechend findet sich eine gleichmässig grüne Chlorophyllschicht ; ob sie aus einem oder mehreren Chlorophyllträgern besteht ist nicht untersucht worden. » De son côté, Krassilstschik (24), en étant plus explicite, s'est trompé

en attribuant aux *Chlorogonium* de nombreux corps chlorophylliens : « Die Farbe des Korpers ist bei der ersten, sowie uberhaupt bei den ersten Generationen eine lichtgrüne, bedingt von sehr feinen, dicht gedrängten chlorophyllkörnchen die das Protoplasma des Korpers durch setzen. Bei den späteren und letzten Generationen wird die Farbe dunkelgrün und unter den etwas groben chlorophyllkörnchen, die den Korper ausfullen, sind mehrere manchmal 8-12 ziemlich grosse, gleichfalls dunkelgrün gefärbte runde körperchen, dicht unter der Hülle zerstreut ».

Des trabécules de protoplasma peuvent, il est vrai, traverser le chromatophore et le diviser en îlots assez larges (fig. 1, B) ; mais la séparation n'est jamais complète, de sorte que l'on peut affirmer, sans crainte de se tromper, qu'il n'y a réellement qu'un seul chromatophore ; la distinction en deux moitiés situées l'une au-dessus, l'autre au-dessous du noyau et réunies par une bande étroite — disposition si prononcée dans le genre suivant: *Cercidium* — est à peine indiquée ici.

Le nombre des pyrénoïdes varie de quatre à trente-deux; leur contour est sphérique; la substance qui les constitue est homogène ; elle se colore très fortement par certains réactifs, comme la fuchsine acide, la coccinine, etc.; autour de ces pyrénoïdes, se trouve une zone incolore, qui paraît ininterrompue : c'est de l'amidon.

Il existe aussi de l'amidon en granules nombreux, de forme elliptique ou globuleuse, de grosseur moyenne dans tout le chloroleucite. Si les colorations sont bonnes, on peut distinguer dans sa masse un réseau à mailles irrégulières, formées par des cloisons excessivement minces, colorées en rose faible (fig. 1, A-B) ; chaque pyrénoïde, en dehors de la couche d'amidon qui l'entoure, est limité par des cloisons de cette nature ; la structure du chloroleucite est donc, dans ce cas, nettement alvéolaire.

La structure qui vient d'être indiquée pour la variété α ne se rencontre plus dans la variété β. Il nous est impossible, d'ailleurs, pour le moment, de dire si les différences constatées tiennent uniquement à des conditions de milieu ; en effet, notre première récolte a donné presque immédiatement naissance à des gamètes, et la seconde, après un mois de culture, ne présentait encore aucun individu de la variété α.

Tandis que, dans cette dernière variété, les pyrénoïdes sont toujours très nettement visibles, même sur les individus vivants, dans la variété β, ils paraissent souvent manquer.

Les zoospores, examinées aprés un mois de culture, sont d'une belle couleur verte ; le protoplasma tout entier semble imprégné de chlorophylle (fig. 2, A-B) : on distingue cependant, à la partie antérieure, une sorte de ligne incolore qui, limitée par du protoplasma vert, ressemble à un petit canal; quelquefois l'espace resté incolore est un peu plus large : un autre de même nature existe à la partie postérieure de la cellule; enfin, vers le milieu, le noyau produit l'effet d'une très grosse vacuole (fig. 2, B); avec un peu d'attention, on constate que le centre de cette sorte de vacuole est occupé par un globule réfringent ; celui-ci correspond au nucléole (fig. 2, A).

Au niveau du point oculiforme, on voit souvent une ou deux vacuoles contractiles (fig. 2, A) ; d'autres se rencontrent en divers points du corps, mais toujours superficiellement. A l'intérieur du protoplasma vert, existent un grand nombre de granulations réfringentes : on pourrait croire qu'elles sont constituées par de l'amidon : cependant, lorsqu'on fait agir l'iode sur ces zoospores, quelques-unes seulement accusent la présence de grains amylacés ; la coloration varie du brun acajou au bleu de nuance faible; les autres individus ne donnent avec le même réactif qu'une coloration jaunâtre ou rougeâtre. Quelque chose de

semblable se produit pour les pyrénoïdes ; certaines zoospores montrent, sur le vivant, des globules qui par leur situation et leur grosseur correspondent à des pyrénoïdes (fig. 2, B) ; mais il nous a été souvent impossible de déceler à leur surface la moindre trace d'amidon ; bien plus,

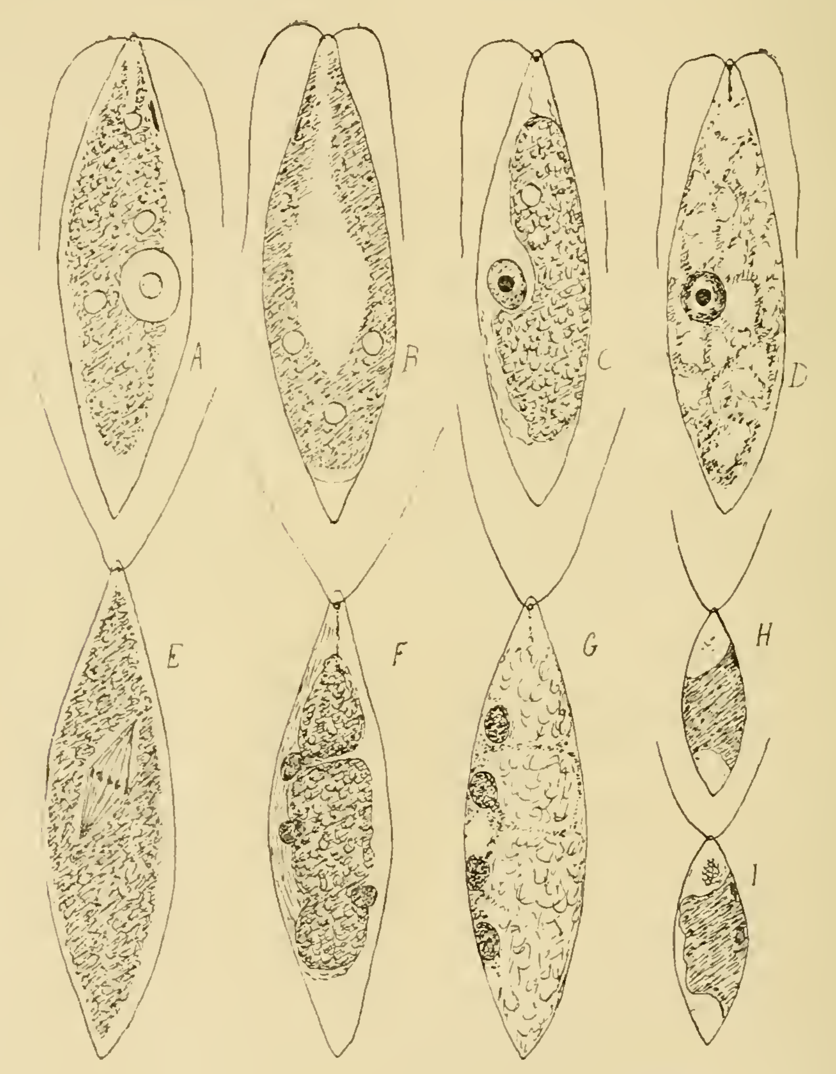


FIG. 2. — La variété β du *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. (Gross. 1000.)

sur les individus fixés, les autres réactifs colorants, dont l'action est pourtant si efficace et si nette sur la variété α, ne permettent généralement pas de les retrouver au sein du chloroleucite.

D'ailleurs, les doubles colorations, qui, dans toute la famille des Chlamydomonadinées, donnent si générale-

ment d'excellents résultats, sont ici impuissantes à établir une distinction nette entre le protoplasma proprement dit et le chromatophore; on pourrait même dire que leur action est inverse de celle qu'elles possèdent ordinairement. Ainsi, il n'est pas rare de voir le chloroleucite devenir chromatique, alors que le protoplasma qui occupe à peu près la même situation que dans la variété β reste presque incolore; le filet protoplasmique qui part du nodule se teinte toutefois davantage et devient ainsi reconnaissable ; dans un seul cas, — il s'agissait très probablement d'un gamétosporange au stade quatre, — nous avons vu le protoplasma prendre une teinte rouge et le chloroleucite rester incolore (fig. 2, G); ce dernier ne montrait aucune trace de pyrénoïde ; d'autres gamétosporanges au même stade avaient leur protoplasma achromatophile (fig. 2, F).

Les observations qui précèdent s'appliquent aux individus conservés en culture jusqu'au commencement de novembre, puis étudiés à cette date : il en était quelques-uns qui montraient un réseau de substance chromatophile à mailles irrégulières, minces en certains endroits, épaisses en d'autres, l'intérieur des mailles restant incolore ; aucune distinction entre le chloroleucite et le protoplasma n'existait, sauf pour le filet antérieur (fig. 2, D.)

Si nous examinons maintenant les caractères des zoospores fixées quarante-huit heures après leur séjour dans la bouteille qui avait servi à la récolte, nous trouvons d'autres particularités de structure intéressantes à mentionner.

Le noyau, en général, n'occupe plus une position médiane ; il se trouve rapproché de la partie antérieure du corps (fig. 3). Le protoplasma et le chloroleucite sont chromatophiles, mais à des degrés différents; si le premier se colore en beau bleu, le second prendra une teinte plus claire ; la distinction devient ainsi très nette : une mince zone de séparation se produit même assez fréquemment.

En général, le protoplasma possède une structure réticulée avec tous les passages à une structure homogène au moins par place ; de son côté, le chloroleucite est le plus souvent homogène, avec tous les passages à un aspect réticulé ou étoilé (fig. 3) ; à l'intérieur du chloroleu-

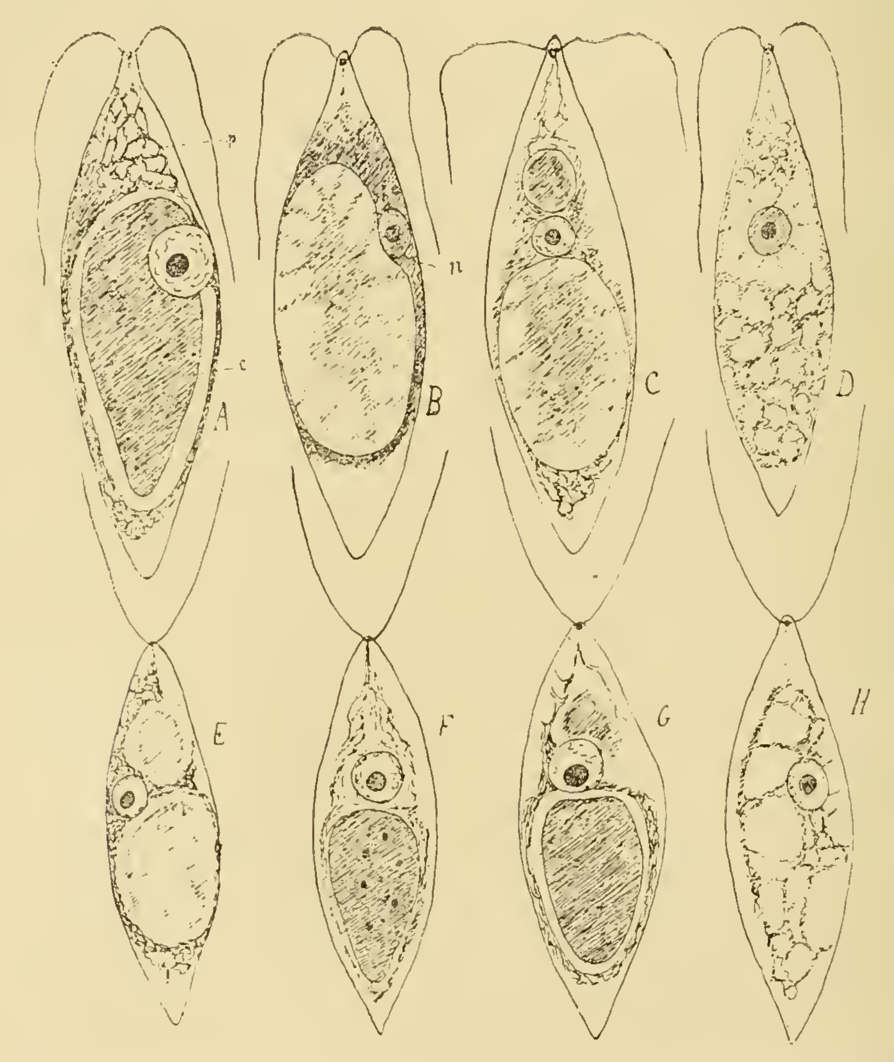


Fig. 3. — La variété β du *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. (Gross. 1000.)

cite, nous avons parfois rencontré de petits corpuscules chromatophiles auréolés (fig. 3, F) ; leur nombre et leur taille ne permettent guère de les confondre avec des pyrénoïdes.

Nos diverses figures montrent bien la position du noyau par rapport au chromatophore ; celui-ci quelquefois se

divise en deux parties, la supérieure étant de beaucoup la plus petite; il est vrai que l'apparence est due, dans certains cas, à une illusion d'optique causée par la présence du noyau; mais il est certain que la séparation en deux masses distinctes peut aussi se produire.

Quelques individus ne présentent point ces chloroleucites distincts ; ils ont à leur place des réseaux chromatiques irréguliers qui se confondent avec ceux du protoplasma (fig. 3, D, H).

Dans les gamètes, les chloroleucites bien limités, et de forme assez irrégulière, occupent la partie médiane du corps ; on distingue quelques granules brillants dans le protoplasma de la partie antérieure (fig. 2, H, I).

Structure du noyau. — Le noyau est situé dans le protoplasma vers le milieu du corps ; il est assez gros. Dans la variété α, le protoplasma étant chromatophile, il est souvent impossible d'établir la limite externe du noyau, lorsqu'on se sert de l'hématoxyline et du picro-carmin ; il vaut mieux alors employer la fuchsine acide et l'hématoxyline ; la substance nucléaire se colore en bleu et le protoplasma conserve fréquemment une teinte rose, ce qui permet de bien distinguer ces deux éléments. La substance nucléaire présente dans son aspect des modifications analogues à celles du protoplasma (fig. 1-3) : elle se montre homogène en tout ou en partie, réticulée ou granuleuse ; lorsqu'il existe des granules chromatiques, ceux-ci varient beaucoup en nombre et en grosseur ; certains noyaux en possèdent une vingtaine ; d'autres n'en montrent que trois ou quatre.

Il nous est arrivé de trouver à la limite du noyau des corpuscules chromatiques que nous avons pris tout d'abord pour des centrosomes ; nous signalerons l'observation suivante qui s'est présentée avec toutes les garanties voulues d'exactitude. Il s'agissait d'un individu ayant subi une première bipartition (fig. 4, D); chaque noyau possédait un

gros nucléole bleu, entouré d'une mince zone achromatique ; celle-ci était elle-même limitée par une couronne de substance nucléaire colorée en bleu comme le nucléole ; l'un des noyaux montrait deux corpuscules analogues à des centrosomes, dont l'un tout au moins était engagé dans le nucléoplasme bleu ; le second noyau n'avait de visible qu'un seul corpuscule. Il y a une certaine correspondance entre la position de ces éléments, lorsqu'ils existent, et celle que devraient occuper plus tard les centrosomes pendant la division indirecte. Néanmoins, après avoir hésité longtemps, nous croyons pouvoir dire qu'il n'y a pas lieu d'assimiler ces corps à des centrosomes ; en effet, ils se rencontrent trop rarement dans le noyau à l'état de repos, et jamais nous n'avons réussi à les apercevoir nettement aux deux extrémités du fuseau nucléaire.

Le nucléole varie de diamètre : en général il est très gros ; sa substance est homogène et très chromatique. Dans la variété β, le noyau offre la même structure ; mais comme le protoplasma qui l'entoure reste en général incolore, sa surface est toujours très nette ; il se colore en rouge, bleu ou rouge-violet, selon les réactifs employés ; la substance nucléaire, sous l'action de l'iode, semble quelquefois se résoudre en fins granules ; avec les doubles colorations et l'inclusion au baume ou à la glycérine, on ne distingue plus en général qu'une substance homogène.

Reproduction asexuelle. — Ce sont des cellules ordinaires qui se transforment en sporanges : ceux-ci donnent naissance le plus souvent à quatre, plus rarement à huit zoospores. Pendant cette formation, la cellule continue son mouvement ; les zoospores deviennent fusiformes et, après s'être agitées quelque temps à l'intérieur de la cellule-mère, elles s'échappent au dehors par rupture de la membrane.

Etudions les diverses transformations qui se produisent à l'intérieur de la cellule-mère ; elles sont particulièrement

intéressantes en ce qui concerne l'élément nucléaire.

Le noyau qui va entrer en division augmente sensiblement de volume: son nucléole, d'abord très gros, perd de sa densité et devient moins sensible à l'action des réactifs ; une partie de sa substance l'abandonne sans qu'on sache exactement de quelle façon; il finit par disparaître complètement. La substance nucléaire comprend à cette phase préliminaire de la division des segments chromatiques festonnés d'abord nombreux et peut-être encore reliés les uns aux autres; finalement leur nombre se réduit à une dizaine qui correspondent aux chromosomes; la substance nucléaire dans laquelle ils sont plongés est achromatique (fig. 1, D).

Le noyau prend alors un contour elliptique ; à son intérieur, on voit un fuseau achromatique, à l'équateur duquel sont rangés sur un plan les dix chromosomes (fig. 4, A). Il semble que la membrane nucléaire existe encore à ce moment ; le cytoplasme très coloré qui entoure le noyau est en effet séparé du fuseau par un espace incolore bien délimité. Nous avons cherché vainement aux pôles du fuseau quelque chose qui ressemblât à un centrosome et à des stries radiaires ; ces pôles sont très effilés et leur pointe vient s'appuyer à la surface même du cytoplasme (fig. 4, A).

La direction du fuseau achromatique est commandée en quelque sorte par la disposition du cytoplasme; celui-ci formant un cordon longitudinal, le fuseau achromatique est lui-même parallèle à l'axe (fig. 4, A, B).

Les chromosomes, au stade de la plaque équatoriale, ont la forme de granulations ou de courts bâtonnets ; lorsque la plaque se présente de face, il est possible de les compter : sur nos dessins, nous avons quelquefois indiqué le nombre huit, mais plus souvent dix. On peut donc dire que le *Chlorogonium* possède une dizaine de chromosomes environ, dont les uns occupent la circonfé-

rence de la plaque équatoriale, alors que les autres se trouvent à son centre; cet aspect pourrait être confondu

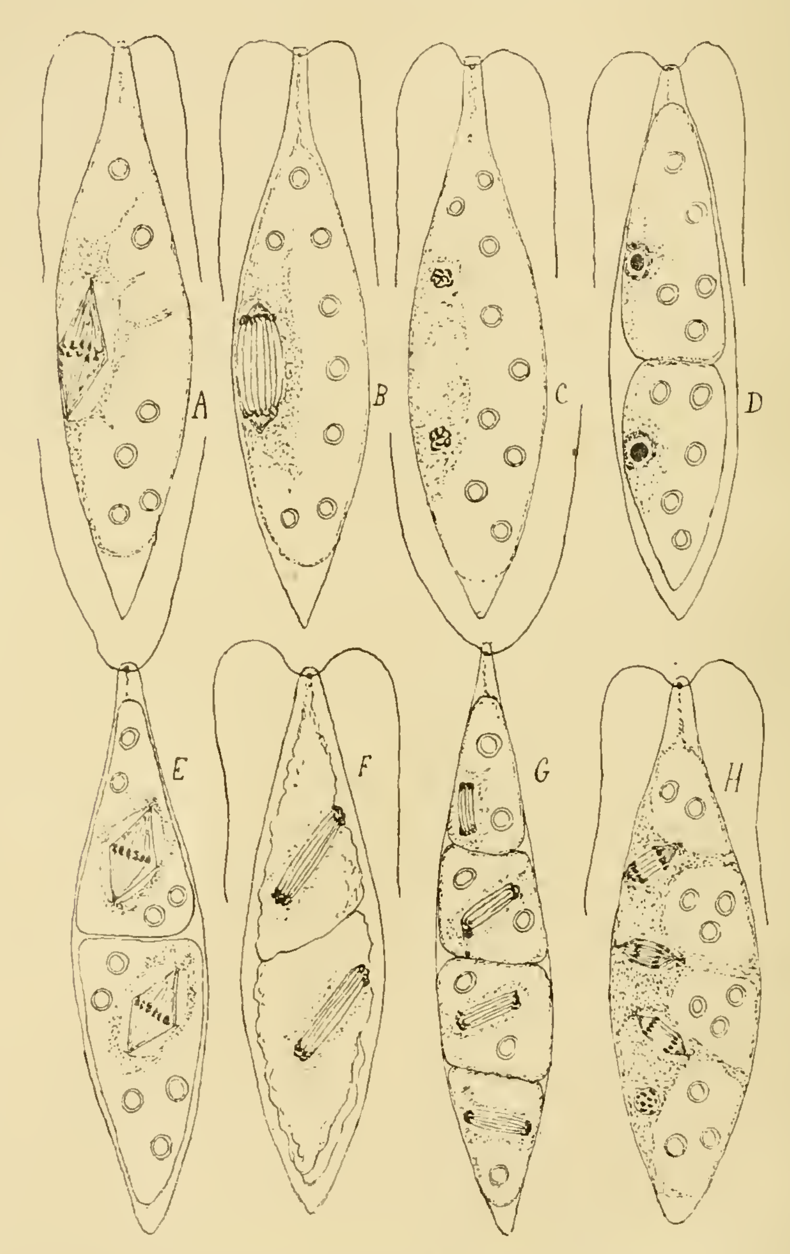


FIG. 4. — La formation des zoospores dans le sporange. (Gross. 1000.)

facilement avec celui d'un noyau au repos. Lorsqu'on voit la plaque nucléaire de profil, ce qui est de beaucoup le cas le plus fréquent, il est impossible d'avoir une idée exacte du nombre des chromosomes; quatre ou cinq seu-

lement sont visibles, à la surface du cercle équatorial (fig. 4, A, B, E).

Les chromosomes se divisent bientôt en deux groupes qui cheminent en sens inverse vers les pôles du fuseau ; les stries que présente celui-ci sont nettement visibles, soit entre les deux groupes de chromosomes, soit entre chaque groupe et le pôle correspondant (fig. 4, A, B) ; la masse entière du fuseau est d'ailleurs compacte ; elle se colore en rouge faible par le picro-carmin et l'hématoxyline : elle reste à peu près incolore avec la fuchsine acide et l'hématoxyline, et montre alors nettement une dizaine de fils achromatiques.

Cette dernière coloration sert également à mieux définir la forme des chromosomes : d'après certains aspects de la phase tonnelet, on peut conjecturer que les segments chromatiques sont très probablement recourbés en anses. A l'anaphase, les chromosomes restent le plus souvent distincts; parfois, cependant, ils s'unissent latéralement en formant un arc chromatique compact; mais ce n'est peut-être là qu'une apparence.

Le fuseau achromatique, transformé pendant la phase tonnelet en un faisceau de filaments parallèles, commence à devenir moins distinct; les chromosomes s'allongent et se contournent en un petit peloton qui ne montre aucune trace de membrane; le nucléole lui-même n'a pas encore fait son apparition (fig. 4, C).

Avant la seconde bipartition, ces deux noyaux-filles passent à l'état de repos : ils reprennent leur structure normale et un gros nucléole en occupe le centre (fig. 4, D).

Nous croyons à l'absence des centrosomes pour les raisons suivantes ; à la métaphase, les pôles du fuseau sont très effilés et très nets jusqu'à leur pointe extrême qui s'appuie sur la membrane nucléaire. Tandis que les stries du fuseau achromatique se voient facilement, le cytoplasme ne montre jamais la moindre trace de radiations ; il

est d'aspect homogène. Nous avons aperçu quelquefois, il est vrai, une sorte de petit corpuscule réfringent à la phase tonnelet, en dehors de l'arc chromatique; sans doute, était-ce tout simplement une production quelconque sans importance.

La grosseur du noyau, au moment de la métaphase, est peu différente de celle qu'il a au stade de la prophase, alors que la membrane nucléaire présente encore un double contour. On ne peut guère admettre, dans ces conditions, que la substance constitutive du fuseau puisse venir de l'extérieur; il serait plus naturel de penser qu'elle provient du nucléoplasme; entre le fuseau et la surface nucléaire, se trouve un espace incolore qui peut même exister au niveau de la plaque équatoriale; de plus, si le fuseau a une certaine sensibilité aux réactifs, il la doit sans doute au nucléole dont la substance a disparu dès la prophase, sans qu'on puisse connaître exactement son emploi. La séparation entre le protoplasma et la surface du noyau en mitose devient indistincte à l'anaphase; le cytoplasma vient au contact direct du tonnelet(fig. 4, F, G).

Pendant la reconstitution des deux noyaux-filles, une cloison protoplasmique traverse le chromatophore perpendiculairement à l'axe du fuseau nucléaire; elle présente d'abord les réactions du cytoplasme ordinaire, puis elle devient achromatique; c'est un ectoplasme qui se dédouble plus tard et se continue avec celui qui recouvre toute la surface des deux moitiés cellulaires sous la membrane commune.

Les deux noyaux à l'état de repos montrent les divers aspects que nous avons signalés pour le noyau unique; puis ils subissent une seconde mitose qui présente tous les caractères de la première; nous observerons simplement que les fuseaux nucléaires sont quelquefois exactement parallèles à l'axe; plus souvent, ils font avec cet axe un

angle aigu ; cette direction est toujours liée à la disposition du cordon protoplasmique. Une cloison de cytoplasme indique la ligne de séparation des nouvelles zoospores ; elle apparaît de bonne heure, souvent dès la fin de la première division ; elle se dédouble, après qu'elle a perdu ses propriétés chromatiques ; l'ectoplasme se transforme ensuite directement en membrane. Pour que toute la surface du corps puisse être recouverte d'un ectoplasme, il faut naturellement qu'à un moment donné, le protoplasma puisse s'étendre sur tout le chromatophore : cela se produit, semble-t-il, au moment de l'apparition des cloisons ; de là, le cytoplasme s'étend en couche très mince entre le chloroleucite et la membrane.

Lorsque les quatre noyaux provenant de ces deux bipartitions sont passés à l'état de repos et que les cloisons sont dédoublées, il ne reste plus aux zoospores qu'à prendre leur forme définitive en fuseau.

Le chromatophore ne montre aucun changement notable pendant toute la durée de ces divers phénomènes ; le nombre de ses pyrénoïdes n'éprouve même aucune modification appréciable ; selon qu'il était plus ou moins élevé dans la cellule-mère, les zoospores qui sortent du sporange auront de deux à cinq pyrénoïdes (fig. 5, F, G) ; quelques-unes, exceptionnellement, en possèdent jusqu'à huit.

On ne trouve que rarement dans les sporanges une troisième bipartition du noyau (fig. 4, G) ; la direction des fuseaux est alors variable ; les uns sont parallèles à l'axe ; les autres peuvent lui être perpendiculaires. Nous avons rencontré un sporange qui ne renfermait que sept zoospores au lieu de huit ; l'une d'elles possédait deux noyaux : les flagellums étaient déjà formés. On peut rapprocher de ce cas anormal celui d'un sporange à quatre zoospores dont l'une possédait deux noyaux.

Dans le grand nombre de sporanges que nous avons étudiés, il en est certains dans lesquels la division du

noyau est directe. Dans la figure 5, A, la partie supérieure du sporange contient deux noyaux qui sont au contact et renferment chacun un nucléole et trois granules chromatiques; la seconde moitié du sporange montre un seul noyau plus gros avec cinq ou six granules de chromatine; on ne rencontre rien de semblable avec la karyokinèse normale. La seconde figure B est encore plus démonstrative, puisque les deux noyaux supérieurs ne sont pas encore fragmentés complètement. Certains autres aspects (fig. 5, C) laissent prise au doute, car il est fort possible que les noyaux, éloignés d'abord l'un de l'autre par toute la longueur du fuseau nucléaire, puissent ensuite se rapprocher presque au contact. Toutefois, il est bien difficile de ne pas voir encore une fragmentation irrégulière dans l'aspect de la figure 5, E, aspect que nous avons retrouvé plusieurs fois dans nos préparations ; dans certains noyaux, deux nucléoles semblent s'isoler, emportant chacun une moitié de la substance nucléaire incolore ; quelques-uns ont un seul nucléole et deux granules chromatiques ; un autre ne comprend que six granules chromatiques sans nucléole, etc. Ces sporanges étaient bien colorés ; ils se trouvaient au milieu d'autres ayant une structure normale : il est dès lors difficile d'attribuer ces états anormaux à un accident de préparation ; nous y verrions plutôt quelque chose d'analogue à ce qui se produit chez les organismes pluricellulaires.

Sans aller aussi loin que Vom Rath, qui dit que toute cellule se divisant directement a son arrêt de mort et ne se divisera plus, on peut admettre avec Flemming, Ziegler, etc., que la division directe est un phénomène de dégénérescence, qu'elle marque le terme d'une évolution : chez les végétaux, c'est dans les cellules âgées qu'elle s'observe (vieux entre-nœuds de *Tradescantia*, d'après Strasburger) ; elle semble avoir la même signification que chez les animaux.

Or, si nous nous reportons aux conditions de la culture qui a fourni ces matériaux, nous voyons que dès le lendemain, la reproduction sexuelle faisait place à la reproduction asexuelle ; l'espèce était arrivée au terme de son



Fig. 5. — Divisions directes du noyau. Sporanges et zoospores. (Gross. 900.)

évolution végétative ; dès lors, nous trouvons toute naturelle l'existence de ces divisions directes qui nous avaient étonné tout d'abord ; mais une autre question se pose immédiatement.

Il serait bien intéressant de savoir ce que devenaient les zoospores provenant des sporanges à division directe : étaient-elles fatalement condamnées à la mort ?

Ou bien pouvaient-elles se développer en gamétosporanges ?

Lœvit croit que la division directe n'est pas toujours dégénérative ; ses études sur les corpuscules sanguins de l'écrevisse l'ont conduit à admettre l'existence d'une division directe régénérative. Verson a trouvé dans les testicules du *Bombyx mori* et d'autres Lépidoptères une grande cellule qui donne naissance aux cellules-mères séminales ; son noyau se divise directement : Ziegler et Vom Rath cherchent, il est vrai, à enlever toute valeur à cette observation, en objectant que la grande cellule ne fournit au testicule que des éléments de soutien (1).

En ce qui concerne les *Chlorogonium*, nous sommes tout disposé à croire à l'existence d'une division directe régénérative ; mais nous convenons que la question est délicate ; des cas de mort auraient pu à la rigueur se produire dans nos cultures, sans attirer notre attention.

Reproduction sexuelle. — Les gamétosporanges ressemblent extérieurement à des sporanges ordinaires : ils donnent naissance à huit, seize ou trente-deux gamètes (fig. 6, B, C, D) ; par exception, quelques-uns n'en fournissent que quatre (fig. 6, A).

Nous avions établi pour la variété α deux séries de cultures, et comme elles ont présenté certaines différences, nous les examinerons séparément.

Le contenu de la récolte avait été distribué dans des soucoupes dont les unes furent placées à l'air libre sur le rebord de la fenêtre de notre laboratoire, alors que les autres étaient conservées à l'intérieur même de l'appartement.

Dans la première série, dès le surlendemain de la culture, on trouvait tous les individus transformés en gamétosporanges, et les gamètes se trouvaient mis en liberté

(1) Consulter Henneguy : *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896, p. 394-395.

par milliers ; la plupart étaient de forme sphérique ; quelques-uns seulement étaient fusiformes. Or, nous avons remarqué que les formes sphériques ne copulaient point entre elles ; l'union n'avait lieu en général qu'entre ga-

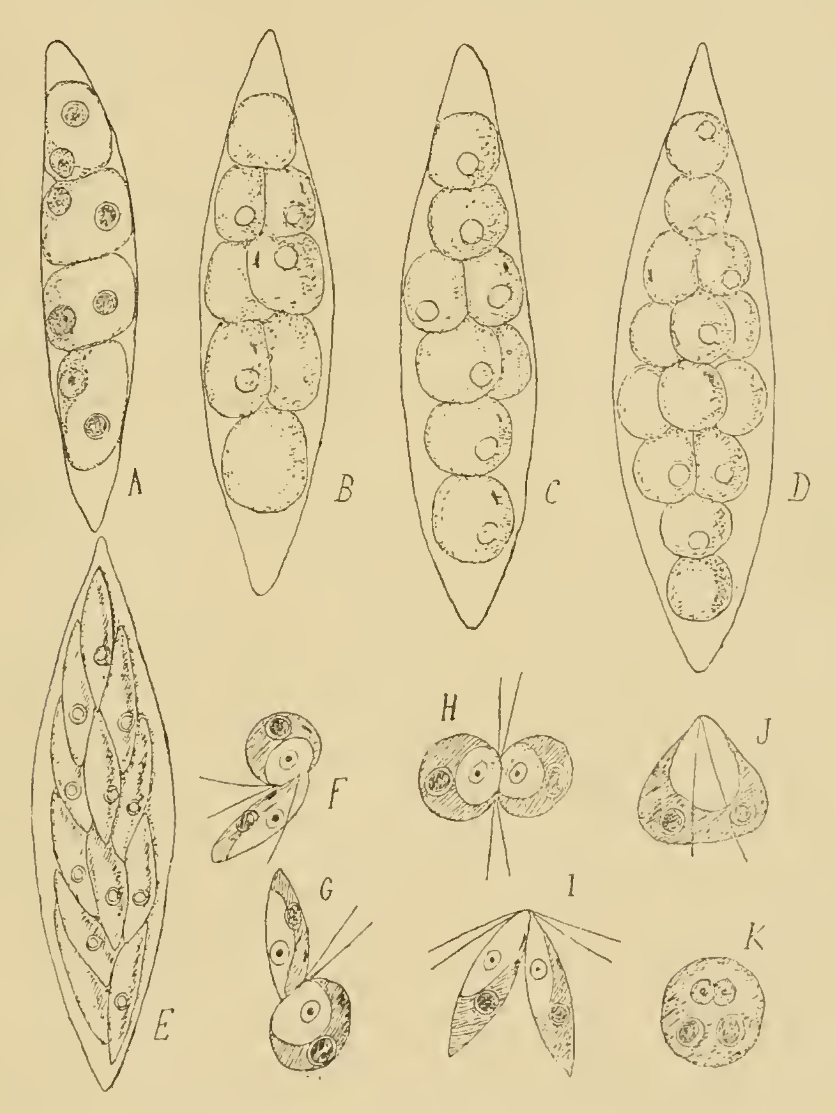


FIG. 6. — Gamétosporanges ; formation de l'œuf. (Gross. 1000.)

mètes de forme différente (fig. 6, F, G). Il y avait cependant quelques rares exceptions : on trouvait, par exemple, quelques couples constitués par des gamètes de l'une ou l'autre espèce (fig. 6, H, I). La proportion des gamétosporanges produisant des individus sphériques était bien supérieure à l'autre.

La copulation durait longtemps ; les gamètes restaient accouplés plus d'une demi-heure, parfois plus d'une heure avant d'effectuer leur union ; il n'y avait aucun abandon de membrane ; ces zoospores sexuées sont nues.

Dans la seconde série, il n'y avait plus aucune différence entre les gamètes ; ils étaient tous fusiformes ; nous n'avons pas observé davantage de membrane au moment de l'union en zygote (fig. 6, J, K).

Nous conclurons de là qu'il existe réellement une différence de sexe entre les gamètes ; elle passe inaperçue lorsque ces gamètes se ressemblent extérieurement ; elle devient frappante, lorsque, pour une cause encore indéterminée, il se produit des gamétosporanges de deux sortes.

Les gamètes, quelle que soit leur forme, ont une structure identique ; dans ceux qui sont arrondis, le chromatophore est en croissant ; dans les autres, il forme une bande latérale qui s'étend d'une extrémité à l'autre du corps ; on n'y trouve jamais qu'un pyrénoïde, de sorte que le nombre des pyrénoïdes, dans une cellule-mère sexuée, correspond exactement à celui des gamètes.

On peut comprendre maintenant tout l'intérêt qu'il y aurait à savoir comment se comportent les deux pyrénoïdes du genre voisin *Cercidium* pendant sa reproduction sexuelle.

Si l'on s'en tient à notre description, qui est conforme à celles de Stein et de Klebs, on voit que les gamètes sont nus dans le *Chlorogonium euchlorum ;* toutefois, bien que ce caractère de la présence ou de l'absence d'une membrane, lors de la copulation, soit assez fixe dans la famille, nous n'osons pas nous prononcer sur l'exactitude des observations de Francé ; celui-ci, en effet, attribue à ces gamètes une membrane qu'elles abandonneraient lors de la copulation. Si le fait est vrai, l'espèce possède donc des gamètes de deux sortes.

Quoi qu'il en soit, l'œuf ne tarde pas à s'arrondir : la fusion des noyaux s'y opère ; mais les pyrénoïdes restent longtemps distincts, tout en ayant augmenté beaucoup de volume. Les œufs, d'abord verts et gorgés de grains d'amidon, prennent, au bout d'une dizaine de jours, une teinte jaunâtre, puis rougeâtre qui leur est communiquée par les réserves huileuses qui s'accumulent à l'intérieur. La membrane est d'abord simple : plus tard, elle se sépare en une endospore qui conserve l'aspect de la membrane primitive, et une exospore qui est striée; ces stries sont dues aux couches concentriques dont elle est formée et qui restent souvent distinctes.

Revenons maintenant au gamétosporange encore indivis, et cherchons à quels caractères on pourrait le distinguer d'un sporange ordinaire.

L'étude de la structure nous fournit quelques indications qu'il est utile de ne pas négliger, les plus petits détails, en ces choses, pouvant nous mettre un jour sur la voie des conditions internes qui nécessitent l'intervention de la sexualité dans le développement d'un organisme.

Dans nos préparations, les gamétosporanges se distinguaient des sporanges ordinaires à trois caractères principaux : le nombre des pyrénoïdes, la disposition du cytoplasme, et la présence, dans ce dernier, de nombreux petits granules chromatiques.

Tandis que les sporanges ordinaires ont un nombre de pyrénoïdes qui varie en général de 4 à 12, les cellules-mères des gamètes peuvent en posséder jusqu'à trente-deux ; comme chaque gamète n'aura qu'un pyrénoïde, ce nombre descend à quatre, huit ou seize, selon les gamétosporanges : il y a donc une certaine régularité que l'on n'observe pas dans les cellules-mères asexuées.

La disposition du cytoplasme dans les gamétosporanges diffère un peu de celle que nous avons étudiée dans les zoospores ordinaires ; les trabécules sont beaucoup plus

nombreux ; ils divisent le chromatophore en îlots qui renferment un ou plusieurs pyrénoïdes (fig. 7, A).

Dans le cytoplasme qui entoure le noyau et à l'intérieur de tous les trabécules, existent une quantité de petits granules chromatiques (fig. 7, A-E). On n'en trouve pas dans la substance même du chromatophore ; ce sont, à n'en pas douter, des réserves destinées aux nombreuses mitoses qui vont se produire dans ces cellules-mères ; on n'en rencontre plus dans les dernières bipartitions qui fournissent les gamètes.

La structure générale du cytoplasme est homogène ; celle du chloroleucite est alvéolaire ; on arrive même assez facilement à mettre en évidence le réseau à mailles fines, qui constitue la trame de ce dernier (fig. 7, G).

Les bipartitions du noyau, dans le gamétosporange, se font toutes suivant le mode indirect : la karyokinèse ressemble à celle que nous avons décrite dans les cellules-mères asexuées. Nous devons cependant faire remarquer une légère différence qui se manifeste aux dernières bipartitions : la limite de la surface nucléaire devient quelquefois indistincte, dès la métaphase ; de plus, la direction des fuseaux achromatiques, bien qu'étant toujours commandée par le mode de distribution du cytoplasme, n'est plus soumise à une règle fixe : ces fuseaux, au stade huit ou seize, sont orientés de façon quelconque. Cette disposition offre un avantage à l'observateur : elle lui permet de compter facilement les chromosomes, puisqu'un certain nombre de plaques équatoriales se présentent de face (fig. 7, F-G).

C'est ainsi que nous avons pu faire une constatation importante, qui confirme les idées que nous avons précédemment exposées sur la signification dela sexualité (1):

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série, 1898).

Aucune réduction dans le nombre des chromosomes ne se produit avant la fécondation.

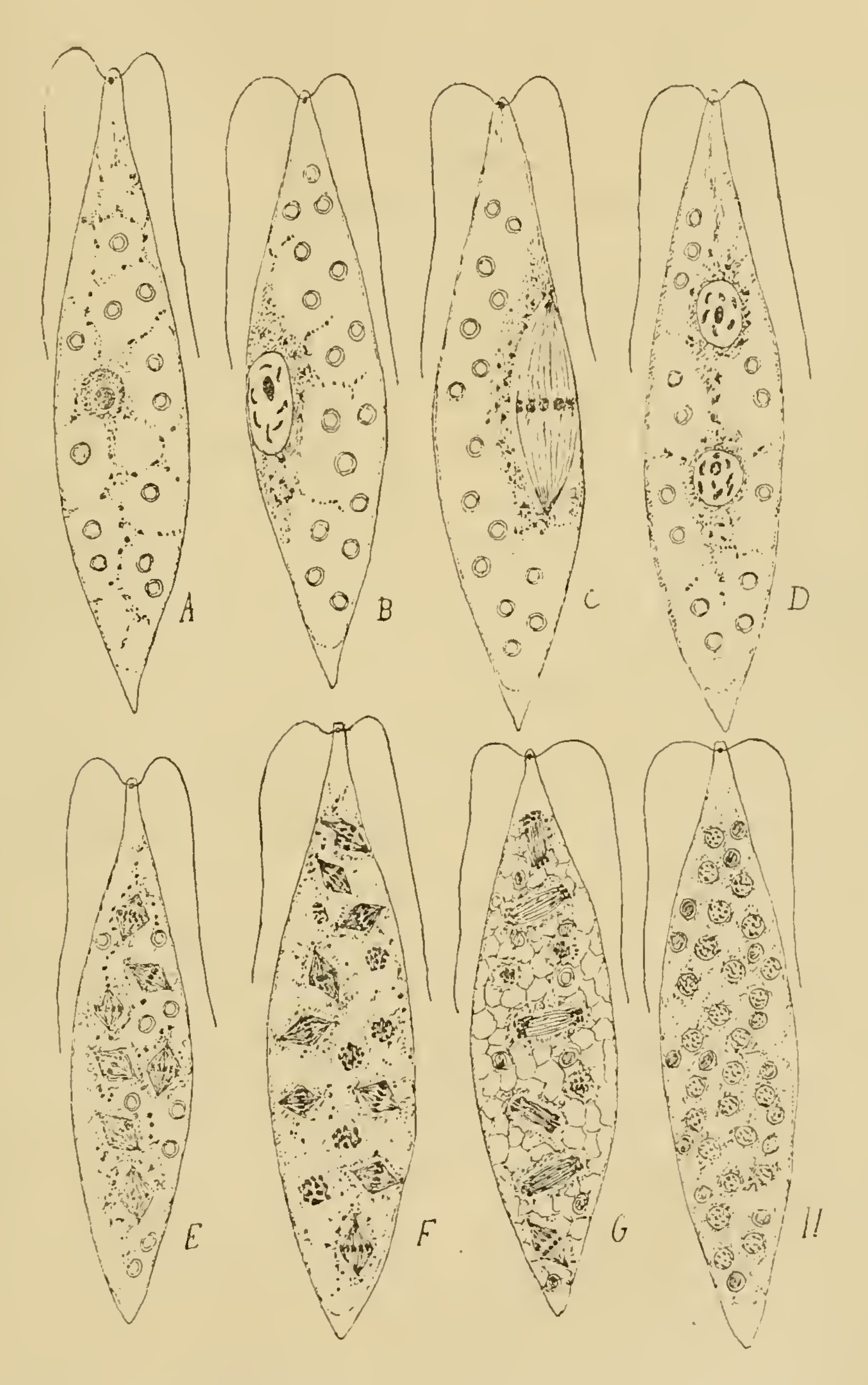


FIG. 7. — La karyokinèse dans les gamétosporanges. (Gross. 1000.)

Dans les sporanges, le nombre des chromosomes est d'une dizaine environ ; ce nombre se retrouve sans modi-

fication dans toutes les divisions du noyau, à l'intérieur du gamétosporange.

Comme l'observation ne prête à aucun doute, on peut en conclure que la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf : il nous a été impossible jusqu'ici de constater le fait directement.

Il semble qu'après chaque bipartition, les noyaux reviennent à l'état de repos ; il en est ainsi du moins pour la première bipartition (fig. 7, D) ; la vérification est moins commode pour les divisions ultérieures, et nous ne saurions être aussi affirmatif.

Nous voudrions encore signaler un point important dans le mode de formation des gamètes ; la bipartition du protoplasma, au lieu d'accompagner, comme dans les sporanges ordinaires, la division du noyau, montre un retard considérable ; tous les noyaux sont souvent déjà formés au nombre de huit, seize ou trente-deux, alors que le protoplasma ne présente encore qu'une simple échancrure transversale : on trouve des cellules-mères à protoplasma indivis, possédant déjà un grand nombre de noyaux (fig. 7, E-H).

L'existence d'une bipartition presque simultanée du cytoplasme dans les gamétosporanges est en désaccord avec les observations des divers auteurs qui ont étudié les *Chlorogonium*. En particulier, Stein (22) décrit, dans les sporanges ordinaires, une bipartition longitudinale du corps, alors qu'il attribue aux microsporanges une division transversale.

Nous pensons, malgré cela, ne pas nous tromper ; nous ne voyons rien, en effet, qui puisse avoir motivé une erreur de notre part.

Il est possible d'ailleurs, jusqu'à un certain point, de s'expliquer les raisons de cette différence dans le mode de formation des zoospores et des gamètes.

Si l'on admet qu'une partie tout au moins du proto-

plasma filaire est utilisée pour la formation des cloisons et de l'ectoplasme, il est facile de voir que cette substance manquerait rapidement pour la formation des nombreux fuseaux achromatiques, si elle devait en même temps être employée pour les cloisons et les membranes. On doit même admettre que pendant les divisions, cette substance peut se régénérer et augmenter de volume aux dépens du cytoplasme ordinaire et peut-être du chromatophore ; enfin, malgré cette régénération, sa quantité reste insuffisante à donner des membranes aux gamètes ; celles-ci sont nues.

Les noyaux des gamétosporanges possèdent quelquefois deux petits nucléoles inclus dans une substance nucléaire homogène et chromatique : un peu avant l'individualisation des gamètes, nous avons trouvé de beaux noyaux sphériques, contenant, au milieu d'une substance incolore, une dizaine de petites granulations chromatiques (fig. 7, H) ; un peu plus tard, dans les gamètes mêmes, les noyaux montrent un nucléole central et une substance nucléaire qui se colore dans son ensemble.

Les gamètes ne possèdent qu'un pyrénoïde ; nous voyons là une indication de la structure primitive dans le groupe des Chlamydomonadinées ; si les individus ordinaires possèdent plusieurs pyrénoïdes, c'est que la multiplication de ces corps a commencé de bonne heure en vue de la formation des sporanges et des gamétosporanges : le nombre est resté fixe dans les gamètes qui reviennent au type primordial ; il est devenu variable dans les cellules végétatives. Les zoospores qui sortent des sporanges ont de deux à huit pyrénoïdes ; nous avons cherché par quel moyen ces éléments augmentent de nombre dans la cellule. A côté de simples bipartitions que nous avons observées quelquefois, nous avons vu de petits corpuscules arrondis qui prennent naissance directement dans le chloroleucite, grossissent et possèdent toutes les réactions de la substance du pyrénoïde ; le

bleu de Löffler et la fuchsine acide sont de bons réactifs de ces éléments ; leur surface est d'abord dépourvue d'amidon ; plus tard, seulement, ils ont la structure ordinaire des pyrénoïdes. Ces corps peuvent donc non seulement se multiplier par division, mais encore provenir d'une nouvelle formation.

Les œufs qui résultent de l'union des gamètes grossissent et se recouvrent d'une double membrane ; l'endospore assez épaisse est recouverte d'une exospore ; la première prend avec l'iode une couleur verdâtre ou jaunâtre ; la seconde reste presque incolore. Ces œufs sont d'une couleur jaune d'or ou rougeâtre ; ils sont remplis de nombreux grains d'amidon globuleux ; vers le centre, se trouve un espace plus clair dans lequel on aperçoit un gros noyau nucléolé.

Tout ce qui précède, à moins d'indication contraire, s'applique à notre première récolte ; dans la variété β, les différences que nous avons constatées dans la structure des cellules se montrent également pendant la reproduction ; ainsi, dans les gamétosporanges, il est souvent impossible de faire la distinction entre le cytoplasme et le chloroleucite ; celui-ci parfois ne possède aucun pyrénoïde visible. Nous avons rencontré quelques rares mitoses ; elles n'offrent rien de particulier.

GENRE CERCIDIUM.

L'espèce qui nous a servi à créer ce genre a été longtemps confondue avec le *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. C'est ainsi que Schneider (13) et les auteurs qui l'ont précédé ne distinguaient qu'une forme. Stein (22) en représente deux : l'une plus allongée, l'autre plus large ; mais il ne songe pas à les séparer. Krassilstschick (24) ne s'occupe que de la forme à nombreux pyrénoïdes, et Klebs (27) figure et confond sous le même nom les individus à

deux pyrénoïdes et ceux qui en possèdent un grand nombre.

La distinction a été faite pour la première fois dans nos « Recherches sur les algues inférieures » (29). Le genre *Cercidium*, disions-nous, se distingue du genre *Chlorogonium* par les caractères suivants : le *Chlorogonium euchlorum* possède cinq ou six globules bleuissant légèrement par l'iode ; le *Cercidium elongatum* n'a que deux corpuscules amylifères, l'un au-dessus, l'autre au-dessous du noyau ; le premier ne renferme que peu de chlorophylle dans son protoplasma, le second a une couleur verte très intense. Nous indiquions en même temps quelques autres caractères différentiels qui nous avaient frappé : la membrane du *Chlorogonium euchlorum* était restée insensible aux réactifs ordinaires de la cellulose, alors que celle du *Cercidium elongatum* se montrait nettement cellulosique.

Dans un travail récent, Francé (44), tout en reconnaissant la nécessité d'une distinction, n'accorde pas une valeur générique aux différences qui séparent les deux espèces, et il désigne la seconde sous le nom de *Chlorogonium elongatum* Dang.

Cette opinion est très soutenable : nous ferons remarquer cependant qu'il n'est pas invraisemblable que de nouvelles espèces soient créées plus tard aux dépens du type à nombreux pyrénoïdes ; il faudrait bien alors revenir à un genre ou à un sous-genre *Cercidium* : c'est ce qui nous a déterminé à le conserver provisoirement.

Cercidium elongatum Dang.

Cette espèce n'a été rencontrée dans nos récoltes qu'à l'état sporadique et mélangée à d'autres espèces, ce qui nous a empêché de suivre son développement complet ; nous avons dû nous borner à l'étude de sa structure.

Les zoospores sont très allongées en forme de navette ; leur longueur varie entre 30 et 60 μ et leur largeur est de 4 à 6 μ. Le stigma, en forme de bâtonnet, est situé au niveau du pyrénoïde antérieur, ou un peu au-dessus ; il existe plusieurs vacuoles contractiles disséminées dans toute la cellule à sa surface. Les deux flagellums ont une longueur égale à la moitié du corps environ.

Les erreurs que nous avons relevées à propos du *Chlorogonium euchlorum* se retrouvent ici, puisque la plupart des auteurs ont confondu les deux espèces et que Francé, tout en faisant la distinction, réunit leur structure dans une même description.

Il est inutile de rappeler à nouveau ces inexactitudes : nous nous bornerons à indiquer les rapports réels du cytoplasme et du chromatophore.

On peut se figurer ces derniers comme deux cordons parallèles entre eux et dirigés suivant l'axe du corps ; au milieu, à l'endroit où se trouve placé le noyau, le cordon protoplasmique se renfle et le chloroleucite se rétrécit d'une manière correspondante ; par contre, au-dessus et au-dessous, l'inverse se produit ; c'est le chloroleucite qui augmente de volume, alors que le cordon de protoplasma s'aplatit et se réduit à une mince couche pariétale ; à l'avant, cette couche s'étend sur le chromatophore et se continue par un tractus protoplasmique qui donne insertion aux flagellums (fig. 8, A-E). Le chromatophore est donc unique : il est constitué par deux moitiés massives réunies par un pont plus ou moins large ; sa forme est ainsi celle d'une haltère ; dans chaque moitié, se trouve logé un pyrénoïde assez gros ; il n'occupe jamais une position superficielle, en dehors du chromatophore. Il nous est arrivé d'observer sur le vivant une diminution remarquable dans le volume du chromatophore : ses deux moitiés se trouvaient réduites à de petites masses vertes ne présentant aucune trace de pyrénoïde (fig. 8, B) : elles se trouvaient encore néanmoins

réunies par un tractus vert très long et très mince : le reste du corps était occupé par du protoplasma dans lequel se trouvaient plusieurs vacuoles.

Avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline, la séparation entre le protoplasma et le chromatophore est nette; le cytoplasme se colore en rouge;

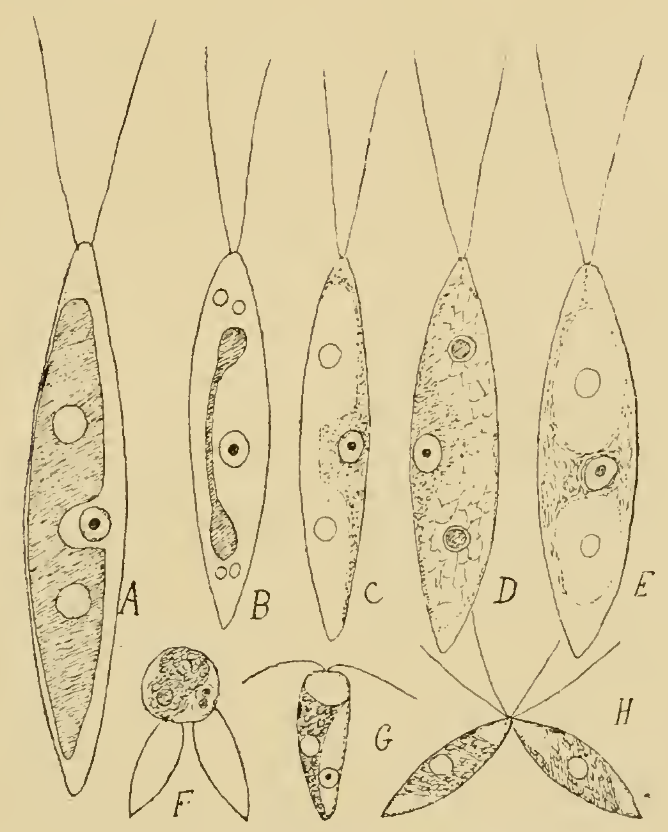


Fig. 8. — Le *Cercidium elongatum.*

il a un aspect granuleux ou homogène ; il peut montrer également une sorte de réticulum ; à l'avant, existe un filet protoplasmique distinct qui part de l'endroit d'insertion des flagellums, exactement comme dans les *Chlorogonium.* La substance du chloroleucite reste incolore ; elle est alvéolaire. Ces alvéoles contiennent des grains d'amidon. Chaque moitié du chloroleucite présente en son milieu un pyrénoïde (fig. 8, D).

Le noyau n'offre rien de particulier ; il est relative-

ment assez gros et sphérique : il possède une membrane nucléaire et un gros nucléole ; l'intervalle qui les sépare restait généralement incolore. Il est certain, toutefois, que dans des conditions d'observation meilleures, on constaterait toutes les modifications que nous avons signalées dans le genre *Chlorogonium*. Le noyau n'occupe pas le centre de la cellule, comme on l'a cru ; il est pariétal et situé dans le renflement cytoplasmique médian.

Le corps, qui est normalement fusiforme, peut subir des déformations remarquables, ainsi que nous l'avons dit dans notre premier travail ; il se renfle en son milieu ou à la partie postérieure du corps : d'autres fois, les flagellums disparaissent et l'une des extrémités se termine par une pointe, l'autre par un bâtonnet noueux hyalin. Francé a confirmé ces détails, et il signale lui-même quelques-uns de ces changements de forme.

Il reste maintenant à suivre le développement complet de l'espèce, comme nous l'avons fait pour le *Chlorogonium euchlorum:* on devra rechercher ce que deviennent les pyrénoïdes dans les cellules-mères ; il sera également nécessaire de mieux préciser la direction des bipartitions successives dans le sporange et le gamétosporange.

C'est ainsi, par exemple, que, dans notre premier travail, nous avons dit que les bipartitions du protoplasma pour la formation des zoospores ordinaires s'opéraient parallèlement à l'axe du corps ; nous avons rencontré quelques sporanges avec un aspect qui plaide en faveur de cette opinion ; mais il serait nécessaire de faire des observations plus complètes et de voir s'il y a là une distinction à faire entre les deux genres *Chlorogonium* et *Cercidium*.

Nous en dirons autant du mode de copulation des gamètes ; d'après nous, les gamètes du *Chlorogonium* se fusionnent latéralement à partir de l'extrémité antérieure ; ils forment, au début, un angle aigu dont les branches se rejoignent : nos recherches récentes ont confirmé l'exac-

titude de notre première description, même en ce qui concerne l'absence de membrane dont la présence est pourtant indiquée par Francé.

Dans le *Cercidium elongatum*, les deux gamètes restent, disions-nous, à peu près disposés suivant un même axe, et c'est par *raccourcissement* de ce même axe que l'ensemble prend une forme sphérique. Francé indique un autre mode de copulation avec des gamètes qui abandonnent leur membrane ; nous avons rencontré quelque chose d'analogue (fig. 8, F, G, H) dans nos cultures, sans pouvoir établir un lien certain avec le *Cercidium elongatum*.

Nous signalons ces divergences à l'attention de ceux qui auront à leur disposition des cultures pures de cette espèce.

GENRE LOBOMONAS.

Ce nouveau genre est créé pour une espèce que nous avons rencontrée assez fréquemment aux environs de Poitiers ; le corps présente à sa surface des lobes courts, d'où le nom générique (1) ; ces lobes sont plus ou moins nombreux, de forme irrégulière et de grosseur variable. Le genre *Brachiomonas* Bohlin (45) est le plus voisin de celui-ci : on y trouve des prolongements ailés au nombre de quatre, dans lesquels pénètre le protoplasma ; ici l'aspect général, sauf la fixité de forme, est plutôt celui d'une amibe avec ses pseudopodes ; le protoplasma pénètre également dans les lobes.

Lobomonas Francei sp. nov. (2).

Les zoospores ont un contour général pyriforme ; elles

(1) Stein (22) a dessiné, pl. XV, fig. 17-18, deux individus ayant un aspect identique : il les considère, à tort, comme des zoospores de *Chlamydomonos pulvisculus* Ehrb.

(2) Dédié à Francé, auteur de plusieurs mémoires sur les algues inférieures.

possèdent deux flagellums qui sont de la longueur du corps dans les plus gros individus; à leur point d'insertion, se trouvent deux vacuoles contractiles; le pyrénoïde arrondi est central; un peu au-dessus et latéralement, existe un point oculiforme (fig. 9, A, B, C, D, E).

La grosseur (6-12 μ) des zoospores varie dans la proportion de 1 à 3; les plus petites peuvent n'avoir que deux ou trois lobes; les plus grosses en ont jusqu'à dix. Quel-



Fig. 9. — Le *Lobomonas Francei* : Structure et développement. (Gross. 1000-1100)

quefois le protoplasme se retire de l'intérieur des lobes, en se contractant, et l'aspect devient assez semblable à celui du *Phacotus angulosus* (fig. 9, F). Les zoospores n'étant recouvertes que par une membrane très mince, sont excessivement délicates ; les cultures en chambre humide ne réussissent pas; au bout de quelques heures, tous les individus sont morts; aussi avons-nous été quelque temps sans pouvoir obtenir la multiplication de cette espèce ; il nous a été assez difficile également d'étudier sa

structure, à cause de la petitesse des zoospores et de leur mélange avec d'autres organismes.

Structure de la cellule. — Sur le vivant, on voit bien que le chromatophore occupe la plus grande partie de la cellule, laissant incolores une partie des lobes et un espace plus ou moins grand à la partie antérieure et postérieure du corps ; sur les individus fixés et colorés par les méthodes ordinaires, on constate que le chloroleucite est massif; il possède alors un contour net, et sa substance est, selon les individus, homogène ou alvéolaire, avec quelques aspects intermédiaires ; le pyrénoïde, qui en occupe le centre, n'offre rien de particulier (fig. 9, G, K).

Le cytoplasme forme une sorte de calotte pariétale qui va d'une extrémité à l'autre de la cellule; elle peut s'étendre latéralement, arrivant en s'amincissant à recouvrir tout le chromatophore.

Le noyau n'est visible qu'avec l'aide des réactifs. On éprouve quelque embarras à fixer sa position exacte, car il n'est pas très facile, dans les préparations de cette espèce, de distinguer sûrement la partie antérieure du corps de la partie postérieure.

D'après nos observations, ce noyau se trouve soit au-dessous du pyrénoïde, soit à côté ; il est très petit ; on y distingue cependant une membrane nucléaire et un nucléole (fig. 9, G, K).

Reproduction asexuelle. — Elle se fait par des sporanges; les zoospores passent à l'état de repos, s'arrondissent et, sous une membrane commune, donnent naissance à quatre ou huit nouveaux individus; ceux-ci s'échappent par rupture de la membrane et commencent immédiatement leur mouvement (fig. 9, I, J, L) ; les lobes ne sont pas encore très marqués ; la surface du corps est simplement ondulée, et ces ondulations se remarquent même dans le sporange ; l'intérieur du corps est grossièrement granuleux. Quelquefois, la membrane du sporange n'est pas exacte-

ment sphérique ; elle conserve la forme lobée de la zoospore (fig. 9, M, N).

La *reproduction sexuelle* n'a pas été observée jusqu'ici.

GENRE PHACOTUS.

Le genre *Phacotus*, tel que nous le comprenons, renferme deux espèces : *P. lenticularis* Stein et *Phacotus angulosus* Stein. Cette dernière espèce, comme nous l'avons fait remarquer dans l'historique, a été désignée par Seligo sous le nom de *Pteromonas alata*. Nous ne voyons pas la nécessité de conserver ce second genre : les deux espèces ne diffèrent guère que par l'épaisseur et la nature des valves ; l'organisation générale et le développement se ressemblent ; la forme du corps présente dans les deux espèces cette même particularité d'être aplatie en lentille.

1° *Phacotus lenticularis* St.

On ne trouve généralement cette espèce qu'en individus isolés : il est rare de la recueillir en cultures pures : elle est le plus souvent mélangée à d'autres Chlamydomonadinées. C'est ainsi que nous avons été obligé, dans l'étude de cette espèce, de profiter des individus isolés que nous rencontrions çà et là dans nos préparations.

Les zoospores ont la forme d'une lentille biconvexe ; la membrane est composée de deux valves épaisses, rugueuses, de couleur sombre ; on peut arriver à y distinguer deux sortes de stries ; les unes se voient lorsqu'on regarde chacune des valves par sa face interne ; les autres se trouvent dans l'épaisseur même de la membrane qui est constituée par un certain nombre de couches concentriques. Ces détails ne peuvent se voir que sur les individus âgés ; sur les jeunes zoospores, la membrane est mince, et au contact même du protoplasma ; plus tard, elle en est sé-

parée par un large intervalle ; elle n'adhère plus à celui-ci que par l'extrémité antérieure qui porte les flagellums.

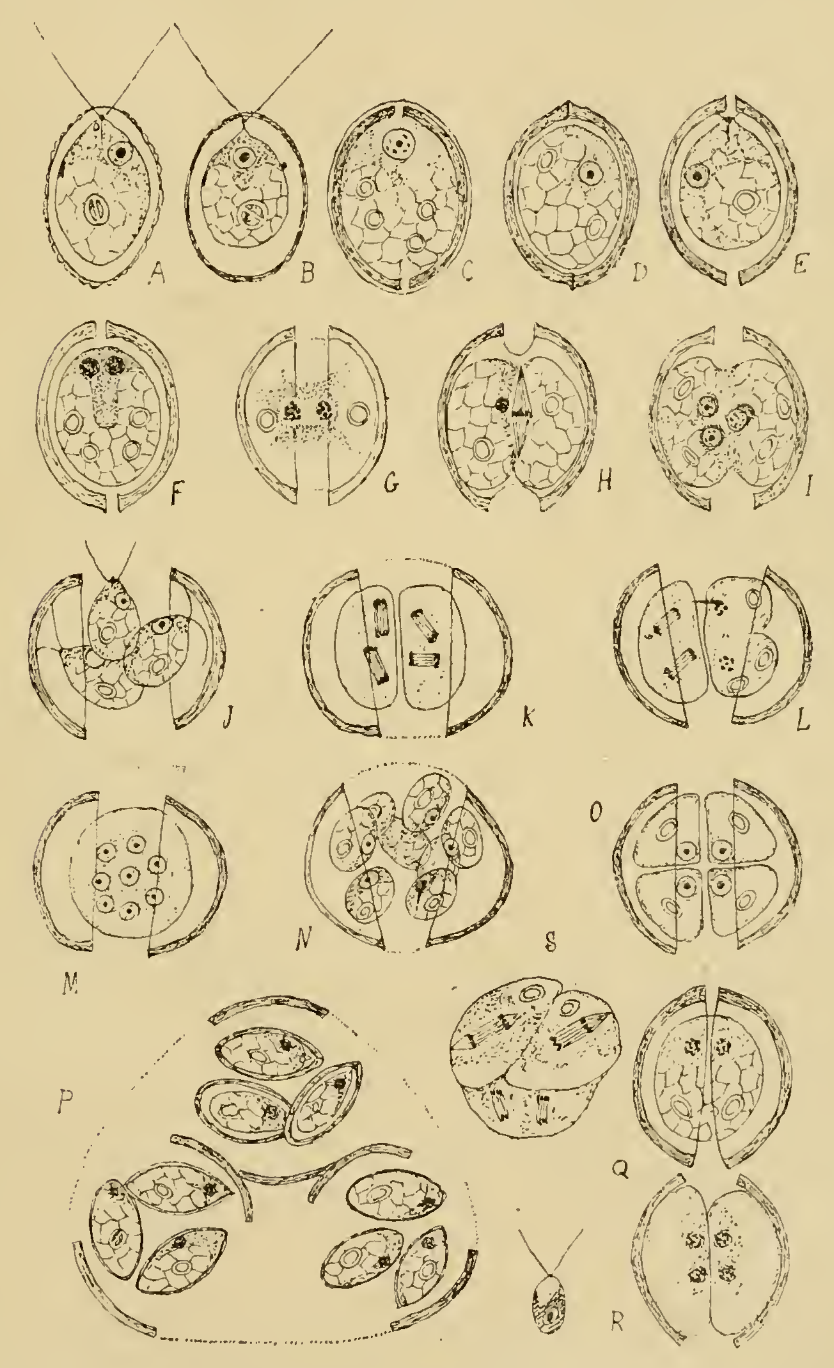


Fig. 10.— Le développement du *Phacotus angulosus*. (Gross. 900.)

Structure de la cellule. — La structure du corps n'a point encore été élucidée dans cette espèce ; il a fallu jusqu'ici

se contenter de cette phrase vague, si souvent usitée pour ces algues inférieures : « Protoplasma coloré en vert par la chlorophylle ». On ne sait rien sur la quantité de cytoplasme renfermé dans la cellule ; on ne connaît pas davantage sa distribution.

Nos dessins permettent mieux qu'une longue description, de voir la disposition du cytoplasme dans le *Phacotus lenticularis* (fig. 10, A-E); il forme en général une sorte de calotte qui occupe la partie antérieure de la zoospore; elle est parfois très mince, mais souvent aussi elle est plus développée et peut même se prolonger en croissant, sous la membrane, jusqu'à la partie postérieure du corps; cette dernière disposition se rencontre surtout dans les jeunes zoospores qui proviennent d'une division récente.

Le cytoplasme est homogène ou granuleux; il est fréquemment très chromatique, et se colore en bleu ou en rouge, selon la méthode employée. Nous avons vu également quelquefois une structure réticulée; les mailles assez étroites étaient constituées par une substance homogène, semblable à celle des flagellums, et achromatique comme elle; on observe d'ailleurs de nombreuses transitions.

Dans les bonnes préparations, on distingue, à l'endroit d'insertion des flagellums, un point plus coloré que le reste; s'il n'a pas la valeur d'un nodule à contour net, comme celui des *Chlorogonium*, sa signification est la même, car on réussit à mettre en évidence sur certaines zoospores un petit filet qui part de ce point et va se continuer dans le cytoplasma, jusqu'au voisinage du noyau (fig. 10, A, E).

Le chromatophore est massif, il remplit tout l'espace laissé libre par le cytoplasme. On y trouve de gros grains d'amidon, logés dans autant d'alvéoles. Le nombre des pyrénoïdes est variable; les jeunes zoospores n'en possèdent qu'un placé vers le centre du chloroleucite; celles

qui sont plus âgées en ont trois ou quatre ; ces corps ont souvent un contour elliptique. Dans les pyrénoïdes ordinaires, le centre est formé par un globule homogène; ici on trouve, sous la couche d'amidon, deux moitiés hémisphériques de substance chromatique, séparées par une ligne incolore (fig. 10, A, B).

Le noyau, à l'état de repos, n'offre rien de particulier : il est bien délimité dans le protoplasme, où il occupe une situation un peu variable : sa membrane possède un double contour, et il est nucléolé; dans la substance nucléaire, souvent achromatique, on trouve, mais rarement, quelques granulations de chromatine.

Reproduction asexuelle. — Les sporanges donnent naissance à deux, quatre ou huit zoospores, quelquefois seize ; c'est le nombre quatre ou huit qui est le plus fréquent (fig. 10, J, N).

La cellule-mère commence par augmenter de volume ; son contenu remplit d'abord la cavité limitée par les valves, puis il écarte ces dernières.

La calotte antérieure cytoplasmique est devenue chromatique ; elle se prolonge inférieurement dans le plan médian longitudinal: c'est alors que se produit la première mitose. Le noyau occupe le centre de la calotte ; il a son fuseau achromatique perpendiculaire à l'axe du corps, les deux noyaux-filles se placent à droite et à gauche de cet axe ; ils se présentent après la division avec l'aspect d'une sphère incolore contenant des granules chromatiques (fig. 10, F, G, Q). Ce n'est qu'aux bipartitions suivantes que nous avons pu voir le détail de la division indirecte.

Le cytoplasme s'étend maintenant jusqu'à la partie postérieure du corps, divisant le chromatophore en deux moitiés; chacune d'elles renferme deux pyrénoïdes.

La seconde bipartition est perpendiculaire à la première: les deux fuseaux achromatiques sont donc ordinairement

parallèles à l'axe du corps ; les noyaux-filles se trouvent ainsi occuper les quatre angles d'un quadrilatère (fig. 10, R). Toutefois, il y a des exceptions; les dessins H, I, représentent un cas qui n'est pas isolé, dans lequel l'un des fuseaux est parallèle à l'axe, alors que le second lui est perpendiculaire.

On voit que les fuseaux achromatiques sont étroits et très allongés (fig. 10, H); leur pointe vient effleurer la surface du cytoplasme, comme dans les *Chlorogonium* ; les chromosomes sont au nombre de six environ.

Nous avons rencontré également à la troisième bipartition un sporange avec des divisions indirectes ; celles-ci étaient au stade tonnelet.

Les dessins K, L, montrent les quatre fuseaux achromatiques avec leurs groupes de chromosomes ; on voit que l'orientation de ces fuseaux n'est pas absolument régulière ; ils ont une tendance manifeste à se placer perpendiculairement à l'axe du corps ; en faisant tourner celui-ci sur lui-même, il arrive un moment où l'on peut apercevoir, de face, les huit groupes de chromosomes : ce qui produit l'impression de huit noyaux à l'état de repos ; le nombre des chromosomes est très limité ; comme ils sont très petits, il est difficile de les compter ; nous estimons leur nombre comme précédemment à six ou huit; à ce moment, on aperçoit quatre pyrénoïdes occupant les sommets d'un rectangle. La bipartition du corps est en retard sur la division des noyaux ; ainsi, dans l'exemple précédent, alors que les huit noyaux-filles sont sur le point de passer à l'état de repos, la première bipartition du corps est seule terminée ; la seconde ne fait que commencer ; elle est indiquée par une échancrure (fig. 10, L). Quelquefois, le retard est encore plus grand, les huit noyaux étant formés, alors que le corps ne présente aucune trace de division (fig. 10, M). Les noyaux sont entourés par du protoplasma homogène, légèrement coloré par l'hématoxyline ; les

pôles de chaque fuseau se trouvent à la limite superficielle du protoplasma (fig. 10, S). On comprend que la disposition de celui-ci influe sur l'orientation des fuseaux achromatiques. Nous n'avons pas vu de centrosome. Des lames de protoplasma traversent le chloroleucite, le divisent et marquent la place des cloisons de séparation des zoospores.

Il faut remarquer également qu'à la surface de la cellule-mère, il se produit une substance gélatineuse qui amène un écartement souvent considérable des valves ; cette substance se dissout dans l'eau, et les zoospores peuvent sortir librement du sporange ; elles sont recouvertes d'une simple membrane (fig. 10, J) ; les valves n'apparaissent que plus tard.

Le *Phacotus lenticularis* forme des colonies palmelloïdes ; leur existence ne me paraît pas avoir été signalée jusqu'ici ; ces colonies débutent à la manière des sporanges ordinaires, mais la substance gélatineuse ne se dissout pas, et les cellules-filles restent incluses dans la cellule-mère ; elles s'y divisent à leur tour. Il se produit ainsi des amas plus ou moins volumineux dans lesquels il est facile de reconnaître les valves des diverses générations (fig. 10, P).

La gélatine qui réunit ces cellules est très difficile à colorer : cependant, nous avons noté que les fortes colorations à la fuchsine acide et à l'hématoxyline permettent de voir la limite de cette gelée ; elles conviennent également pour l'étude de la structure interne de la cellule.

GENRE CHLAMYDOMONAS.

Ce genre ne comprend plus, dans les travaux récents, que les espèces à deux flagellums ; on y plaçait autrefois en même temps celles qui ont quatre flagellums ; ces dernières sont rangées actuellement dans les *Carteria*.

1° *Chlamydomonas Monadina* Stein.

Cette espèce a été décrite par Goroschankin (32), sous le nom de *Ch. Braunii* ; nous n'avons pas cru devoir conserver ce nom, les deux figures données par Stein (22) étant suffisantes, à notre avis, pour caractériser cette algue. Goroschankin a eu du moins le mérite de fournir une bonne description du développement. Aux environs de Moscou, ce *Chlamydomonas* se rencontre dans les petites flaques des ruisseaux et dans les étangs, mais elle est beaucoup plus commune dans les mares d'eau de pluie où elle se développe abondamment ; elle communique à l'eau une couleur vert sombre et en même temps une odeur caractéristique qui se rapproche de celle de l'air ozonisé.

Nous avons recueilli cette espèce dans le grand bassin du jardin botanique de Poitiers, où elle était mélangée à un certain nombre d'autres algues inférieures ; en variant l'heure de nos récoltes, nous avons réussi plusieurs fois à l'obtenir à un état de pureté suffisant pour entreprendre des cultures ; ces cultures réussissent d'ailleurs très bien. Ainsi que l'a constaté Goroschankin, la formation des sporanges commence vers quatre ou cinq heures du soir, et elle se continue jusqu'au lendemain matin ; les zoospores formées le soir sont plus grosses que celles qui prennent naissance le matin.

Les zoospores sont de forme ellipsoïde ou sphérique ; leur grosseur atteint 18 et 20 μ ; mais elle peut devenir plus faible. Le corps est recouvert d'une membrane nette qui présente à l'avant une papille traversée par les deux flagellums ; ceux-ci ont en général une longueur égale à celle du corps, quelquefois, cependant, ils sont plus courts.

Structure de la cellule. — On distingue dans la cellule les parties suivantes : 1° le protoplasma incolore qui se trouve au-dessous du point d'insertion des flagellums :

non loin de cette insertion, se montrent les deux vacuoles contractiles, et plus bas existe un noyau qui est relativement assez gros ; 2° le chromatophore vert et massif avec son pyrénoïde ; 3° le point oculiforme placé à l'avant du corps.

Nous avons pu rectifier et compléter sur plusieurs points la description de Goroschankin, celui-ci s'est servi principalement de picro-carmin, réactif qui, employé seul, est peu recommandable ; en l'associant de diverses manières à l'hématoxyline, on obtient d'excellents résultats.

D'après Goroschankin, le protoplasma incolore occupe dans la cellule le milieu de la *partie antérieure* du corps, et il se termine à l'avant en pointe effilée. En réalité, le protoplasma occupe l'axe de la cellule aussi bien dans la partie postérieure que dans la partie antérieure du corps ; il est fréquemment étranglé au niveau du pyrénoïde ; nos dessins montrent mieux qu'une description les divers aspects sous lesquels il se montre (fig. 11, A, F), parfois, mais assez rarement, il envoie de fins trabécules au travers du chromatophore jusqu'à la membrane (fig. 11, E). Sa structure est assez difficile à caractériser : ainsi, sur certains individus, il est finement granuleux et vacuolaire ; sur d'autres, il est plus homogène et plus dense. On y trouve fréquemment et en assez grande abondance des granules de chromatine de grosseur variable ; ils sont placés en deux groupes à l'avant et à l'arrière, tout près de la surface du chromatophore ; ils jouent le rôle d'une substance de réserve, probablement au même titre que l'amidon. Les deux flagellums se continuent directement, après avoir traversé la papille, avec le protoplasma.

Le noyau, d'après Goroschankin, est une sphère homogène, ne présentant aucune trace de granulations ; au centre existe un nucléole très net ; il est placé au-dessus du pyrénoïde. En réalité, le noyau se trouve en général au niveau du pyrénoïde, rarement au-dessus : le pyrénoïde

s'enroule sur lui presque au contact; en ce qui concerne sa structure, nous devons remarquer également que la substance nucléaire n'est pas toujours homogène; elle renferme souvent des granulations chromatiques assez nombreuses.

Le chromatophore a été décrit comme ayant la forme d'une coupe dont le fond très épais occuperait la moitié postérieure du corps, alors que les bords iraient s'amin-

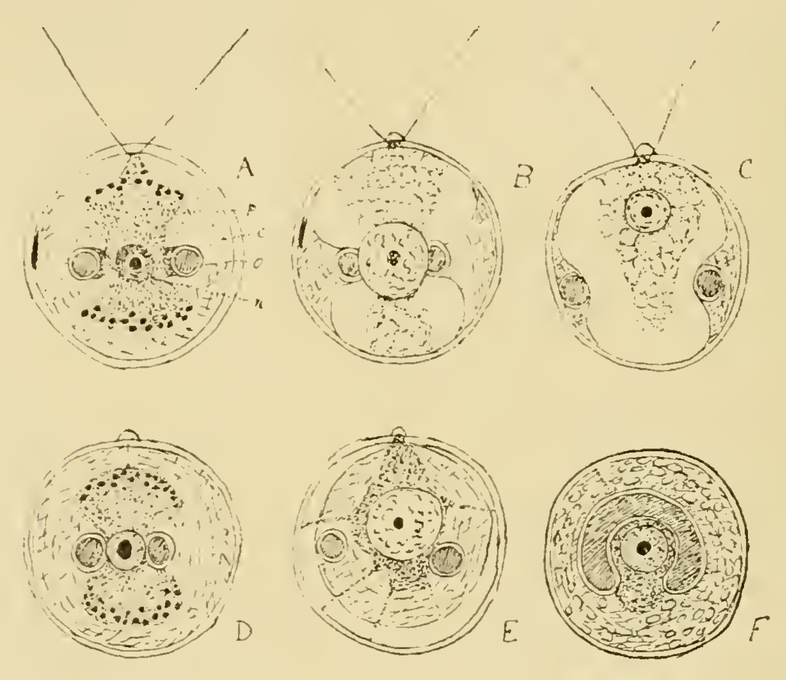


Fig. 11.— Structure des zoospores de *Chlamydomonas Monadina* St. (Gross. 1100.)

cissant vers le haut. Le pyrénoïde occupe la partie épaissie du chromatophore : il est arrondi chez les jeunes individus ; mais le plus souvent il s'allonge transversalement; il forme alors une sorte de fer à cheval disposé perpendiculairement à l'axe. Il suffit de jeter un coup d'œil sur les dessins de la figure 11 pour se rendre compte des modifications qu'il y a lieu d'apporter à la description du chromatophore : en effet, ce dernier occupe généralement tout l'espace compris entre le protoplasma et la membrane : il n'est donc pas épaissi dans sa partie postérieure; c'est

une sorte de calotte dont l'épaisseur n'est pas la même en tous ses points ; elle est interrompue au niveau de l'insertion des flagellums. La substance du chromatophore est criblée d'alvéoles, la grandeur de ces alvéoles est variable : c'est à leur intérieur que sont logés les grains d'amidon ; sur certaines zoospores fixées le matin, on peut observer un large intervalle achromatique entre le protoplasma et le chromatophore ; celui-ci a perdu ses alvéoles et l'on n'y distingue plus qu'une structure homogène et quelquefois un fin pointillé. Le pyrénoïde est entouré par une couche d'amidon ; sa forme est celle d'un fer à cheval ; c'est à son niveau que le chromatophore possède la plus grande épaisseur ; la substance du pyrénoïde ne montre aucune différenciation appréciable.

Le point oculiforme allongé en bâtonnet est placé immédiatement sous la membrane ; dans nos cultures, nous avons toujours remarqué qu'il était situé beaucoup plus bas que ne l'a représenté Goroschankin, soit au niveau même du pyrénoïde, soit un peu plus haut (fig. 11, A).

La position du noyau et celle du point oculiforme avaient déjà été fixées très exactement par Stein, dans les deux figures qu'il a données de cette espèce : nous ignorons si les divergences que nous venons de signaler dans la description des zoospores tiennent à une erreur d'observation ou à des différences réelles de structure ; cependant, Goroschankin lui-même a reconnu l'identité de son *Chlamydomonas Braunii* et du *Chlamydomonas Monadina.*

Reproduction asexuelle. — La formation des sporanges commence le soir et elle se continue jusqu'au lendemain matin ; depuis le moment où les cellules-mères deviennent immobiles jusqu'à la complète séparation des zoospores, il s'écoule, suivant Goroschankin, de trois à cinq heures.

La direction des cloisonnements, dans les *Chlamydomonas*, a été utilisée récemment par Dill (43), pour grouper les espèces ; c'est ainsi que le *C. Monadina* se trouve

réuni avec le *C. longistigma* Dill et *Ch. glœocystiformis* Dill dans une section ainsi caractérisée. La première ligne de division au début est parallèle à l'axe ; elle devient finalement perpendiculaire à ce même axe, de telle sorte que, s'il se produit une seconde division, celle-ci est à la fois perpendiculaire à la première, tout en étant dirigée d'avant en arrière.

En ce qui concerne cette espèce, la conclusion est trop absolue ; il suffit pour s'en convaincre de considérer la figure 13, A, B ; la première division s'est produite parallèlement à l'axe, et chacune des deux moitiés s'est ensuite divisée en deux parties un peu obliquement à cet axe, mais en sens contraire ; un peu plus tard, à l'arrangement définitif dans les sporanges, les deux couples sont placés perpendiculairement l'un à l'autre ; en même temps les individus de chaque couple s'éloignent l'un de l'autre.

Ceci explique non seulement comment les quatre zoospores peuvent emporter chacune une partie du pyrénoïde, mais montre en même temps qu'une zoospore équivaut exactement au quart de la cellule entière, protoplasma et chromatophore compris.

On pourrait dire pour schématiser cette division que les deux plans de division sont parallèles à l'axe et perpendiculaires entre eux, et que c'est par une déviation qu'ils prennent des dispositions différentes : ces déviations ne sont que le résultat de l'orientation des fuseaux achromatiques, qui elle-même se trouve sous la dépendance du cytoplasme.

A la première bipartition, le noyau n'occupe plus le milieu du corps, au niveau du pyrénoïde ; il s'est rapproché de la partie antérieure et c'est là que s'opère la karyokinèse. Le cytoplasme remplit une grande chambre limitée ordinairement au contact du chromatophore, par une rangée de granules de chromatine. Le fuseau achromatique, qui est très développé, s'allonge dans cette chambre

perpendiculairement à l'axe du corps, et les deux pôles viennent affleurer la surface.

Nous devons mentionner spécialement ici une observation qui, bien qu'elle soit unique pour toute la famille des Chlamydomonadinées, n'en a pas moins son importance (fig. 12, A) ; elle ne tend rien moins qu'à faire admettre l'existence de centrosomes dans cette famille, malgré les centaines de résultats négatifs obtenus par ailleurs dans cette espèce et les autres genres étudiés dans ce travail.

La préparation avait été colorée à la fuchsine acide et à l'hématoxyline très rapidement ; les chromosomes avaient une belle couleur bleue ; le fuseau était teinté légèrement et montrait de nombreuses stries plus sombres ; à l'un des pôles du fuseau, on voyait *très nettement un tout petit corpuscule noir entouré d'une auréole claire et d'une zone externe légèrement teintée.* L'autre pôle était masqué par un repli du chromatophore.

Je n'ai jamais réussi à retrouver cet aspect, et cependant sa signification paraît nette.

Dans cette même cellule-mère, à l'intérieur du fuseau, nous avons trouvé en outre, presque au contact des chromosomes, deux corpuscules assez gros : ils sont à peine plus colorés que la substance même du fuseau, mais sont entourés d'une auréole claire qui les délimite ; de l'autre côté de la plaque équatoriale, un seul était visible. La nature et le rôle de ces corps nous échappent ; on a bien signalé çà et là des corps nucléolaires à l'intérieur du fuseau achromatique ; mais le nucléole de notre espèce n'a pas une grosseur suffisante pour donner naissance à ces corpuscules ; ceux-ci d'ailleurs n'ont pas les réactions de la chromatine. Nous ignorons si leur présence a quelque chose de général.

Le nombre des chromosomes est d'une trentaine environ ; ils sont disséminés sur toute l'étendue de la plaque

équatoriale ; ils se présentent sous la forme de courts bâtonnets ; en regardant une plaque équatoriale de face, nous en avons vu un sur les bords qui était recourbé en anse.

On ne saurait rien dire de précis sur le dédoublement

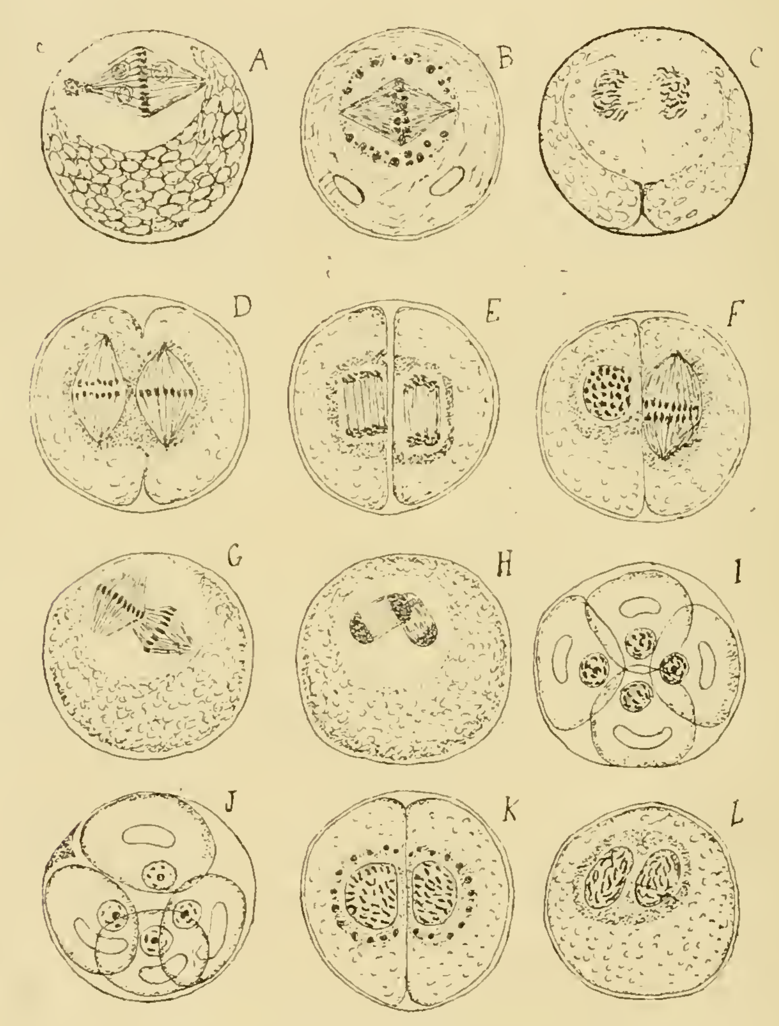


Fig. 12. — La karyokinèse dans le sporange. (Gross. 1100.

de corpuscules aussi petits (fig. 12, B) ; il nous a été impossible également de savoir à quel moment disparaissait la membrane nucléaire ; le protoplasma est le plus souvent au contact direct du fuseau.

Les noyaux-filles reconstitués sont encore très gros relativement : on y distingue des granulations chroma-

tiques nombreuses (fig. 12, C); il sont assez rapprochés l'un de l'autre à la partie antérieure du corps; à ce moment, la division longitudinale est à peine indiquée : il se fait dans le chromatophore une échancrure qui se continue ensuite dans le protoplasma par une ligne incolore.

La seconde bipartition du noyau ne tarde pas à se produire; c'est à ce moment que l'on observe le plus de divisions indirectes; nous en avons représenté les divers stades fig. 12 (D, E, F, G, H). On y voit la plaque équatoriale encore indivise, puis les deux groupes de chromosomes qui s'éloignent en sens inverse; à l'anaphase, il est visible que les chromosomes ne sont pas de simples granulations. Autour de chaque tonnelet, le protoplasma forme une couche homogène de faible épaisseur; il nous est arrivé de constater qu'à la fin de la phase tonnelet, le groupement des chromosomes, qui affecte la forme d'une demi-lune, semble devenir homogène; nous ne trouvions plus alors qu'une masse colorable, sans traces de granulations (fig. 12, H).

Les quatre noyaux-filles s'arrondissent et présentent la structure granuleuse; au centre apparaît un petit nucléole qui augmente de volume par la suite (fig. 12, I, H).

En considérant les deux fuseaux chromatiques à cette seconde division, on a l'explication des différences d'agencement des zoospores dans le sporange. En effet, à côté de fuseaux qui se disposent parallèlement l'un à l'autre, il en est d'autres qui se croisent, selon les exigences du cytoplasme : l'un des fuseaux peut rester perpendiculaire à l'axe longitudinal, alors que le second se place parallèlement à ce même axe; il y a des cas intermédiaires.

Goroschankin pense que les pyrénoïdes disparaissent pendant la division, bien qu'il ne puisse certifier le fait.

Or, voici ce que nous avons observé. Au début de nos cultures, les individus étaient tous munis de pyrénoïdes très développés et très apparents; au moment de la divi-

sion, ils s'allongeaient dans le sens transversal, de manière à faire un tour complet; mais en même temps, les deux bouts ne se trouvaient plus exactement dans le même plan. Ce pyrénoïde se divise en deux, puis en quatre, et chaque zoospore emporte un des fragments; aussi les jeunes zoospores, encore enfermées dans le sporange, ont-elles des pyrénoïdes ayant la forme de gros bâtonnets plus ou moins recourbés en arc ; ils sont loin d'avoir leur orientation définitive (fig. 12, I, J).

En résumé, nous devons conclure que le pyrénoïde peut se diviser comme les autres parties du corps ; chromatophore, protoplasma et noyau.

Mais les pyrénoïdes peuvent aussi apparaître par nouvelle formation dans une cellule ; il est remarquable que les deux cas se produisent dans une même espèce; c'est pourtant ce qu'on observe chez le *Ch. Monadina*.

Vers la fin de nos cultures, on n'apercevait plus aucune trace du pyrénoïde pendant la division, même en se servant des réactifs les plus sensibles ; on est donc autorisé à penser qu'il avait complètement disparu ; par contre, le chromatophore est toujours resté très distinct du protoplasma.

Reproduction sexuelle. — La reproduction sexuelle dans cette espèce a été bien étudiée par Goroschankin ; les gamètes sont de deux sortes : les macrogamètes qui représentent l'élément femelle et les microgamètes qui peuvent être considérés comme l'élément mâle. Les premiers naissent par deux ou par quatre dans les sporanges ; les autres sont produits au nombre de huit, plus rarement de quatre dans la cellule-mère ; leur organisation rappelle celle des individus asexués. La grosseur des macrogamètes oscille entre 20 et 29 μ ; celle des microgamètes est de 9 à 15 μ. On n'observe jamais la copulation de gamètes de même grosseur ; elles s'assemblent par la partie antérieure et elles restent ainsi longtemps, souvent plus

d'une heure (fig. 13, G); puis les flagellums disparaissent et la fusion s'opère. Ces gamètes sont toujours entourés d'une membrane, et avant même la copulation, le protoplasma commence à se retirer de la partie postérieure du corps. Pour la fécondation, le contenu du gamète mâle

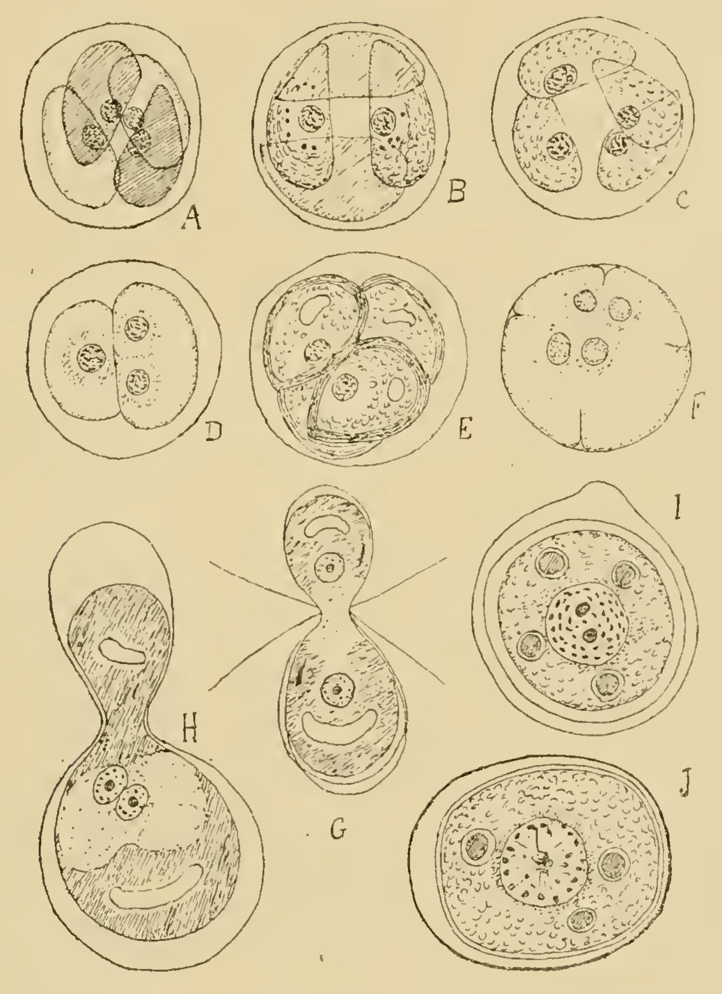


Fig. 13. — Sporanges et zygotes. (Gross. 1000.)

passe en entier dans la cellule femelle, où l'union se produit entre les protoplasmes et les noyaux (fig. 13, H). L'œuf est ainsi constitué à l'intérieur de la cellule-femelle.

Goroschankin a décrit et figuré l'union des noyaux; nous pouvons ajouter quelques détails que nous avons pu voir à l'aide des doubles colorations; le noyau sexuel provenant de l'union des deux noyaux, mâle et femelle,

est relativement très gros ; les deux nucléoles restent quelque temps distincts (fig. 13, I) ; ils sont entourés de nombreuses granulations chromatiques irrégulières ; plus tard, on trouve au centre un nucléole assez irrégulier et des sortes de stries rayonnantes, avec des granulations moins nombreuses et plus fines que les précédentes ; les deux chromatophores restent distincts et sont en général disposés parallèlement l'un à l'autre.

La germination des œufs a été obtenue par Goroschankin ; ils sont généralement englobés dans une substance brune gélatineuse et granuleuse, qui provient apparemment de la destruction des membranes primitives des macrogamètes et des microgamètes. La membrane des zygotes reste formée par un nombre plus ou moins élevé de couches concentriques, et le contenu jaune brun qu'elle renferme est rempli de grains d'amidon. Au moment de la germination, l'amidon disparaît, alors que la chlorophylle se montre à nouveau ; puis, les pyrénoïdes ayant disparu, l'œuf se trouve partagé en deux par une fine cloison, et dans chaque moitié, on voit deux grosses taches que Goroschankin a interprétées comme étant les nouveaux noyaux. Les deux cellules formées sont mises en liberté à l'état de zoospores, ou bien elles se divisent au préalable en quatre ou huit individus ; les zoospores qui proviennent de l'œuf sont toujours plus petites que les zoospores ordinaires ; elles sont arrondies et le point oculiforme est faiblement coloré ; le pyrénoïde est presque sphérique ; mais les générations qui suivent reprennent la structure normale.

Goroschankin a encore observé dans cette espèce la germination de l'œuf en formations palmelloïdes déjà signalées par Cienkowski dans plusieurs *Chlamydomonas* ; lorsque ces cellules sont mises en liberté, elles ont une forme elliptique allongée ; le pyrénoïde est arrondi, et on ne remarque aucune trace de point oculiforme.

2° *Chlamydomonas variabilis* sp. nov.

Nous avons rencontré cette espèce à la fin du mois de septembre dernier, à Ségrie (Sarthe), dans un lavoir alimenté directement par une source. Les zoospores étaient en petite quantité, de sorte que nous étions obligé de prendre l'eau dans de grandes cuvettes et d'attendre la formation d'un dépôt vert au fond des vases ; nous avons réussi, en décantant plusieurs fois, à obtenir des matériaux suffisants pour l'étude que nous voulions faire.

Nous avons procédé à une première fixation, le soir même de la récolte, vers 5 heures.

Structure de la cellule. — Les zoospores (15-20 μ) sont de forme ovale ou elliptique, quelquefois même presque cylindrique : elles sont munies d'une papille qui intéresse à la fois la membrane et le protoplasma ; de ce dernier partent deux flagellums dont la longueur peut atteindre le double de celle du corps : le stigma est disciforme et situé sous la membrane, vers le milieu de la cellule ; il est parfois cependant placé un peu plus haut ou un peu plus bas. Contrairement à ce qui existe dans la plupart des autres Chlamydomonadinées, les zoospores sont dépourvues de pyrénoïde. Examinées à l'état vivant, elles paraissent colorées presque uniformément en vert, sauf quelquefois à la partie postérieure du corps (fig. 14, A). Les doubles colorations permettent de découvrir les variations de structure qui existent sous cette apparente uniformité; ainsi, nous avons vu quelquefois le protoplasma occupant une chambre axiale au centre de laquelle se trouvait le noyau ; d'autres fois, la chambre se trouve reportée jusqu'à la partie postérieure du corps, au contact de la membrane, et elle n'est plus en communication avec la papille que par une traînée protoplasmique d'importance variable ; c'est cet amas protoplasmique postérieur qui correspond à l'espace in-

colore que nous avons signalé sur les individus vivants : outre le trabécule qui le relie à la papille, il en existe souvent d'autres qui traversent le chromatophore en divers sens (fig. 14, B, C, D, E, F).

Le chromatophore varie naturellement de forme avec la

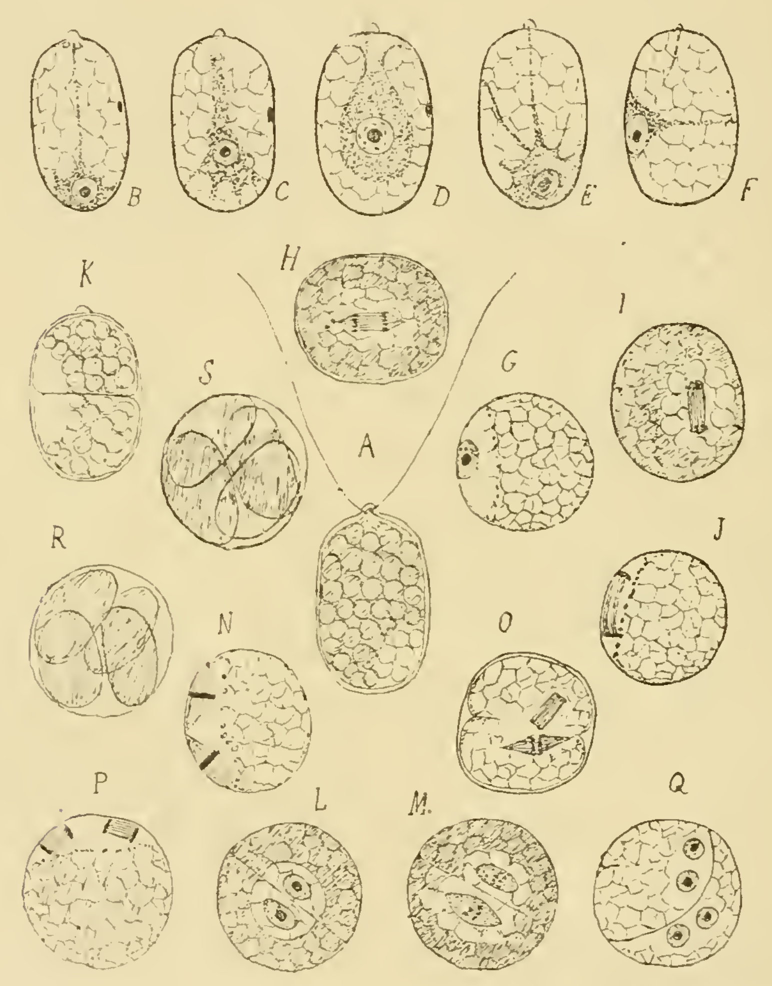


FIG. 14. — Structure et développement du *Chlamydomonas variabilis* sp. nov. (Gross. 900.)

disposition même du protoplasma ; il est rempli de grains d'amidon, et sa structure est alvéolaire. Le cytoplasme renferme souvent des globules plus ou moins gros qui sont de nature albuminoïde : du moins, ils jaunissent par l'iode.

Reproduction asexuelle. — Le lendemain matin, la plupart des zoospores de la culture étaient tombées au fond des

cuvettes et passées à l'état de sporanges ; chaque cellule-mère perd ses flagellums et donne naissance à quatre zoospores, plus rarement à deux seulement ; la première division est perpendiculaire à l'axe (fig. 14, K).

Dans les zoospores qui vont se transformer en cellules-mères, le protoplasma se localise vers le milieu du corps, directement sous la membrane ; il se continue parfois en un mince plancher transversal (fig. 14, E). On aperçoit, dans les cas les plus favorables, partant de la papille, un mince filet de protoplasma qui, continuant la base des flagellums, se dirige vers le noyau (fig. 14, F).

La division du noyau se fait par karyokinèse ; au moment où elle se produit, la chambre qui renferme l'élément nucléaire est souvent séparée du chromatophore par une ligne de petites granulations chromatiques ; elle est traversée par de minces filets de protoplasma peu coloré G ; les mailles de ce réseau peuvent renfermer des globules de nature albuminoïde. Le noyau à l'état de repos possède un nucléole entouré par une substance nucléaire d'aspect homogène se colorant en rose ou en bleu, selon les réactifs employés ; le fuseau nucléaire se forme parallèlement à l'axe ; sa longueur est limitée par celle de la chambre nucléaire, et il arrive même qu'il s'infléchit en arc sous la membrane (fig. 14, H, I, J). Le nombre des chromosomes est difficile à évaluer : nous pensons qu'il y en a une dizaine environ ; ils sont très petits et rapprochés les uns des autres. Nous avons vu les divers stades de la division indirecte ; ils ne présentent rien de particulier, et les granulations que nous avons parfois rencontrées aux pôles ne peuvent être interprétées avec certitude comme centrosomes ; leur présence n'a rien de constant ni de fixe.

Les deux noyaux-filles qui proviennent de cette première division passent à l'état de repos et ils reforment leur nucléole (fig. 14, L) ; la première ligne de bipartition

du corps commence à se former; nous avons rencontré, quelquefois, deux nucléoles dans les noyaux, à ce stade.

A la seconde bipartition, les deux noyaux s'allongent et entr nt à nouveau en karyokinèse: pour la formation du fuseau, la substance nucléaire est utilisée directement, sans apport sensible venant du cytoplasme; le nucléole qui s'est creusé d'un espace clair au centre montre à sa périphérie des granulations chromatiques distinctes ; plus tard, le nucléole a complètement disparu, et on retrouve des granulations semblables au centre du fuseau naissant (fig. 14, M), mais elles ne sont pas encore orientées en plaque équatoriale. Les deux fuseaux se montrent avec des positions un peu différentes, selon les individus (fig. 14, O, N, P) : ces différences semblent tenir à l'exiguïté de la chambre nucléaire : tandis que l'un des fuseaux est parallèle à la première ligne de bipartition du corps, l'autre fait généralement un angle variable avec cette direction. Il résulte de cela que, dans le sporange, les deux couples de zoospores se croisent comme nous l'avons constaté un peu partout dans les autres espèces; avant la seconde bipartition du corps, les quatre noyaux passent à l'état de repos et, à leur intérieur, un nouveau nucléole se reforme (fig. 14, Q).

Dans cette espèce, au moment de la division, le protoplasma n'est pas imprégné de chromatine : celle-ci se trouve dans la substance nucléaire et le nucléole ; il y a aussi, comme nous l'avons vu, quelques petits grains situés à la limite du cytoplasme.

Le *Chlamydomonas variabilis* se cultive mal; le dépôt vert formé par tous ces sporanges en division est envahi rapidement par une foule d'infusoires et d'amibes qui le détruisent.

3° *Chlamydomonas Dilli* sp. nov. (1).

Cette espèce a été rencontrée dans les bassins de l'établissement Bruant, grand horticulteur à Poitiers.

Les zoospores (10-20 μ) ont une forme elliptique; elles sont entourées d'une membrane nette ; leur taille varie du simple au double; à l'avant se trouvent deux flagellums de la longueur du corps ou un peu plus longs, deux vacuoles contractiles et un point oculiforme.

Structure de la cellule. — Le protoplasma proprement dit est réticulaire, à mailles inégales : il se colore en bleu ou en rouge par les doubles colorations comme le noyau ; dans certaines cultures, il reste complètement incolore ; il occupe une bande de largeur variable, dirigée suivant l'axe du corps et en contact avec la membrane (fig. 15, A, B, C, D, E) ; sa surface se prolonge quelquefois en trabécules qui rayonnent tout autour; lorsque, sous l'influence d'une température et d'un éclairage convenables, le corps se remplit d'amidon, le protoplasma diminue graduellement jusqu'à disparition presque complète (fig. 15, M, N, O). Sur les zoospores ordinaires, le noyau occupe la partie postérieure du corps : il est situé dans le cordon protoplasmique longitudinal; il possède la structure ordinaire; on y distingue une membrane nucléaire et un nucléole ; dans l'intervalle se trouve un hyaloplasme qui, sous l'action des réactifs, se montre homogène ou granuleux; au moment de la conjugaison, on y distingue des granulations chromatiques plus grosses. Le protoplasma renferme encore quelquefois des granules, semblables à ceux qui se rencontrent dans la plupart des espèces de cette famille ; ils se colorent comme la chromatine du nucléole, mais beaucoup plus rapidement.

(1) Dédié à O. Dill, auteur d'un mémoire sur la famille des Chlamydomonadinées.

Le chromatophore s'étend dans tout l'espace qui n'est pas occupé par le cytoplasme ; il est en général de beaucoup le plus important comme volume ; sa sensibilité aux réactifs est faible ; dans un mélange d'hématoxyline et de picro-carmin, il est érythrophile, ainsi que le pyrénoïde ; le protoplasma proprement dit est cyanophile dans certaines cultures. Sa structure semble fibrillaire, mais avec un peu d'attention, on reconnaît qu'en réalité elle est alvéolaire, les alvéoles étant occupées chacune par un grain d'amidon. La substance du pyrénoïde n'est pas toujours homogène ; on y distingue parfois un grand nombre de petits bâtonnets assemblés en peloton.

Reproduction asexuelle. — Le développement des sporanges a lieu de la manière suivante : les cellules-mères se divisent à l'état de repos, et les zoospores formées sont au nombre de deux ou de quatre : dans ce dernier cas, elles se croisent deux par deux (fig. 15, K) ; plus rarement, elles sont presque parallèles (fig. 15, X).

Au moment de la reproduction, le noyau éprouve quelques changements ; il devient plus gros et des granules chromatiques apparaissent à son intérieur. Le plus souvent, le fuseau chromatique est situé au milieu du corps, sous la membrane (fig. 15, Q) ; par exception, il se trouve à la partie postérieure de la cellule. La culture qui nous a permis de suivre la karyokinèse dans cette espèce était composée d'individus dont le protoplasma était totalement achromatique ; le fuseau lui-même restait incolore, de sorte que ses contours étaient peu accentués ; les chromosomes, par contre, se détachaient nettement avec leur coloration foncée, surtout lorsqu'on employait la fuchsine acide et l'hématoxyline : nous en avons compté une dizaine sur les plaques équatoriales vues de face.

Nous avons observé tous les stades de la karyokinèse, soit dans les sporanges à deux zoospores, soit dans ceux qui donnent naissance à quatre individus.

Chez les premiers, lorsque les deux noyaux-filles sont reconstitués, ils passent à l'état de repos et montrent bientôt un nucléole; ils sont souvent très rapprochés l'un de l'autre, de telle sorte que nous avions d'abord pensé à une

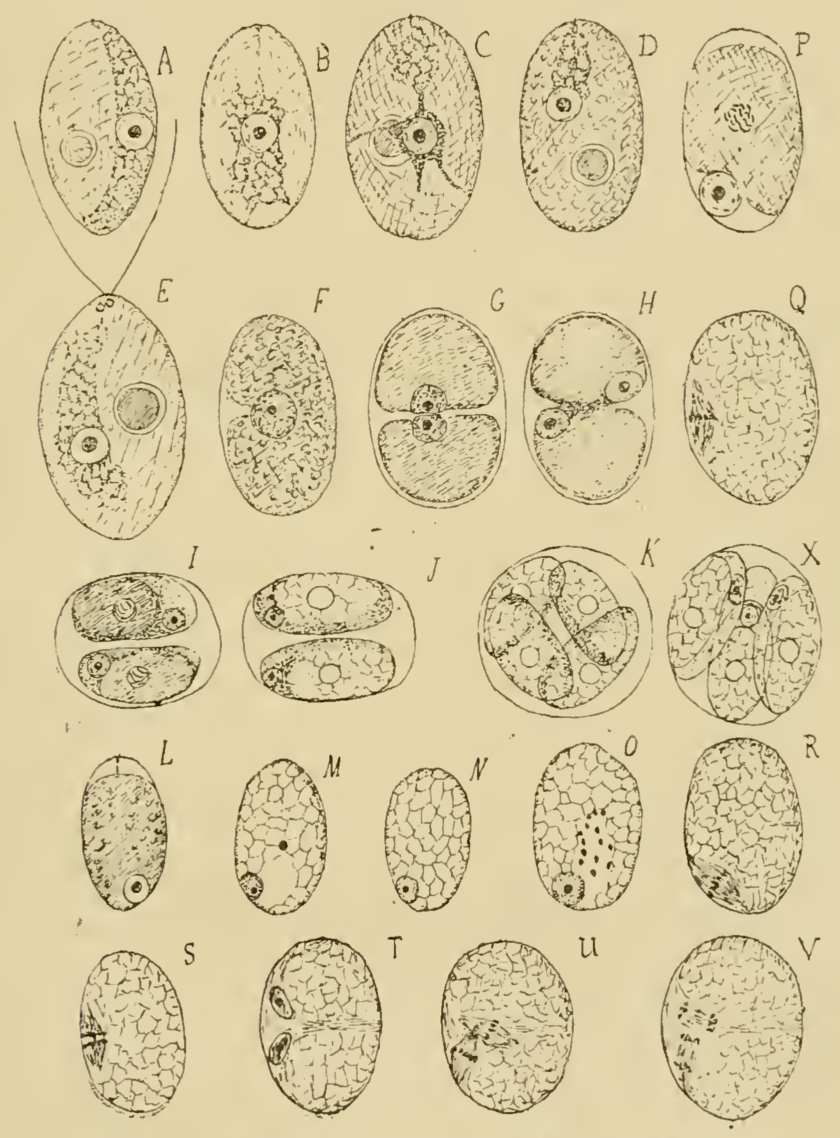


Fig. 15. — Structure et développement du *Chlamydomonas Dilli* sp. nov. (Gross. 900.)

division directe; à ce moment, la ligne transversale de séparation du corps en deux moitiés est indiquée; les noyaux de chaque moitié s'éloignent en sens contraire, suivant cette ligne; les deux bandes de protoplasma qui renferment les noyaux deviennent donc parallèles (fig. 15,

G, H, I). Il résulte de cette disposition que, dans le sporange, les deux zoospores sont orientées en sens inverse ; ajoutons cependant que quelquefois les deux noyaux se dirigent du même côté et qu'alors les deux zoospores sont placées dans le même sens.

Le pyrénoïde disparait pendant la division du noyau ; mais dans le sporange, chacune des zoospores en reforme un nouveau très rapidement.

Lorsque la cellule-mère doit donner naissance à quatre zoospores, la première bipartition du noyau est bientôt suivie d'une seconde. Les deux noyaux-filles repassent toutefois à l'état de repos (fig. 15, T) ; il se produit ensuite deux fuseaux achromatiques qui se croisent (fig. 15, U, V). La seconde bipartition du corps paraît devoir se faire normalement dans le sens longitudinal ; elle est donc perpendiculaire à la première. Cependant, comme les fuseaux achromatiques sont à l'étroit dans l'amas cytoplasmique médian, on observe des déviations légères et sans importance. Les fuseaux sont quelquefois engagés plus ou moins dans la bande cytoplasmique transversale qui correspond à la première bipartition de la cellule-mère.

Le pyrénoïde cesse d'être visible pendant ces deux divisions successives ; sa substance se fond avec celle du chromatophore ; il réapparait un nouveau corpuscule dans chacune des quatre cellules-filles. Celles-ci, dans le sporange, sont généralement orientées deux par deux en sens inverse.

Reproduction sexuelle. — La copulation des gamètes n'a pas été suivie dans cette espèce : il est probable cependant qu'ils sont nus, car nous n'avons jamais observé d'enveloppes quelconques autour des zygotes. Ayant pu fixer ceux-ci en grande quantité et à tous les états de développement, nous nous sommes attaché à bien saisir tous les détails de la fusion des noyaux.

Après l'union des gamètes, l'œuf s'arrondit et se recou-

vre d'une membrane; les deux chromatophores restent distincts avec leur structure propre; ils renferment des grains d'amidon placés dans les alvéoles; dans chacun d'eux, le pyrénoïde est très apparent (fig. 16, A, B, C, D).

La copulation des noyaux s'effectue dans le sillon protoplasmique qui persiste, après l'union des zoospores, entre chaque chromatophore; ce sillon ou plutôt cette bande protoplasmique reste superficielle, de telle sorte que les noyaux se trouvent placés en contact avec la membrane; d'abord assez éloignés l'un de l'autre, ils se rapprochent peu à peu jusqu'au contact. Il nous est arrivé de voir deux noyaux encore assez éloignés prendre contact par un prolongement étroit de substance nucléaire, ce qui met hors de doute une attraction sexuelle (fig. 16, C). En général, les deux noyaux arrivés l'un près de l'autre fusionnent simplement leur masse; les deux nucléoles ne s'unissent qu'un peu plus tard; le contour du noyau sexuel, d'abord irrégulier, ne tarde pas à devenir sphérique; son gros nucléole se différencie souvent en une zone annulaire chromatique et une partie centrale incolore. Les doubles colorations n'indiquent aucune différence entre les noyaux en présence, soit comme grosseur, soit comme structure; dans la solution de picrocarmin et d'hématoxyline, le nucléoplasma, ordinairement homogène, se colore en rose et le nucléole en bleu foncé; quelquefois la structure est différente, et on distingue, avant comme après la fusion, des granulations chromatiques entre le nucléole et la membrane.

Une seule fois, nous avons rencontré un œuf formé par la réunion de trois gamètes : les noyaux et les chromatophores étaient encore distincts (fig. 16, H).

Au bout de quelques jours, ces œufs épaississent leur membrane qui se différencie en deux couches d'épaisseur à peu près égale; sur quelques-uns, l'endospore, qui continue à s'appliquer exactement sur le protoplasma, se

sépare de l'exospore, laissant entre les deux un certain intervalle (fig. 16, K). Il est impossible, à ce moment, de savoir exactement ce que sont devenus les chromatophores et les pyrénoïdes ; ces œufs sont bourrés de grains d'amidon ; ils sont colorés uniformément en vert par la chlorophylle ; toutefois, la couche qui est au contact immédiat de la membrane reste incolore ; dans quelques-uns de



Fig. 16. — Formation de l'œuf et germination. (Gross. 900.)

ces œufs, il y a production d'une huile jaune et passage à l'état de repos.

Parmi ceux qui ont conservé leur couleur verte, la germination a commencé au bout d'une quinzaine de jours ; il se produit une première division suivie d'une seconde ; il en résulte quatre individus qui sont mis en liberté par rupture de la membrane (fig. 16, M) ; dans d'autres, on observe une troisième bipartition donnant naissance à huit cellules-filles. Ces cellules, dans nos cultures, ne

sont point passées immédiatement à l'état de zoospores.

Il faut remarquer, en effet, que cette espèce végète très bien sous l'eau au fond des cuvettes de culture ; il se produit là des colonies palmelloïdes de deux, quatre, huit individus et davantage, qui peuvent rester ainsi longtemps sans passer à l'état de zoospores ; c'est d'ailleurs ce qu'on observe dans beaucoup de Chlamydomonadinées. On ne retrouve plus dans ces cellules qu'une quantité insignifiante de cytoplasme achromatique; la substance alvéolaire du chromatophore occupe presque entièrement tout le corps ; le noyau est repoussé à la partie postérieure au contact direct de la membrane ; parfois, quelques granules chromatiques marquent encore la limite de la chambre protoplasmique.

Ce qui nous a frappé le plus dans cette espèce, c'est la chromatophilie différente des cultures ; dans les premières récoltes, le cytoplasme, d'après nos notes, se colorait en bleu par le picro-carmin et l'hématoxyline ; il était abondant et formait un réticulum à mailles fines ; le chromatophore et le pyrénoïde conservaient une teinte rougeâtre ; le pyrénoïde était gros et nettement délimité. Dans les cultures, les zoospores ont diminué de volume et le cytoplasme ne prenait plus qu'une teinte rougeâtre. Finalement, nous avons eu des végétations sous l'eau dans lesquelles tous les éléments cellulaires, sauf le noyau, étaient devenus achromatiques ; c'est surtout le cytoplasme qui, dans nos préparations, se montrait le plus rebelle à l'action des réactifs colorants ; le pyrénoïde, un peu rougeâtre, était mal délimité, et nous l'avons vu plusieurs fois sous la forme singulière d'un peloton composé de petits bâtonnets.

4° *Chlamydomonas ovata* sp. nov.

Cette espèce pourrait être placée dans les *Chlorogonium ;* elle conserve la structure des gamètes de ce der-

nier genre ; le contour du corps est ovale fusiforme et la copulation ressemble beaucoup à celle qui a été décrite par Francé dans les *Chlorogonium*.

Il est certainement difficile d'établir une limite entre les deux genres : déjà Knut Bohlin a décrit (45) sous le nom de *Chlorogonium tetragamum*, une espèce qui n'a qu'un pyrénoïde ; elle ne possède que deux vacuoles contractiles se rapprochant ainsi des *Chlamydomonas* ; la formation de l'œuf et sa structure diffèrent assez sensiblement de ce que l'on connait dans les *Chlorogonium*.

Le *Chlamydomonas ovata* se trouvait dans une mare aux bestiaux, à Ségrie, Sarthe ; l'eau était assez fortement chargée de matières organiques ; les zoospores se tiennent à la surface ; elles sont excessivement agiles et délicates.

La zoospore est allongée en navette ; sa membrane est très mince. Les deux flagellums ont une longueur un peu inférieure à celle du corps ; ils s'insèrent sur une petite papille qui n'est pas toujours visible ; à leur base, se trouvent deux vacuoles contractiles ; le stigma est disciforme et situé un peu au-dessus du pyrénoïde qui est central.

Structure de la cellule. — Le cytoplasme s'étend généralement de l'avant à l'arrière, en cordon ou en couche pariétale ; il renferme, au-dessous des vacuoles contractiles, un nombre plus ou moins grand de petites granulations réfringentes qui se colorent un peu par l'hématoxyline. Le noyau, qui possède la structure ordinaire, se trouve soit à la partie postérieure du corps, soit vers le centre.

Le chloroleucite a lui-même une forme variable, ainsi que l'indiquent les figures ; le pyrénoïde est central (fig. 17, A, B, C, D, E).

Reproduction asexuelle. — Il est difficile d'observer la formation des sporanges dans cette espèce. Nous avions déjà rencontré à Poitiers plusieurs fois des zoospores ana-

logues, dans des cultures. Nous avions même dessiné quelques sporanges, sans être certain de leur origine. Les zoospores ont en effet la structure des gamètes de *Chlorogonium*, et une confusion était facile.

Nos dernières cultures ont définitivement tranché la question : il s'agit bien d'une espèce autonome.

Les sporanges donnent deux (fig. 17, F), quatre ou huit zoospores ; nous n'avons pas suivi la division du noyau ; aussi, malgré les apparences, hésitons-nous à affirmer que la première bipartition est longitudinale ; au stade quatre, les zoospores peuvent être disposées en croix ou rangées presque parallèlement (fig. 17, H) ; leur pyrénoïde est visible. Au stade huit, la cellule-mère a augmenté sensiblement de volume et elle est arrondie.

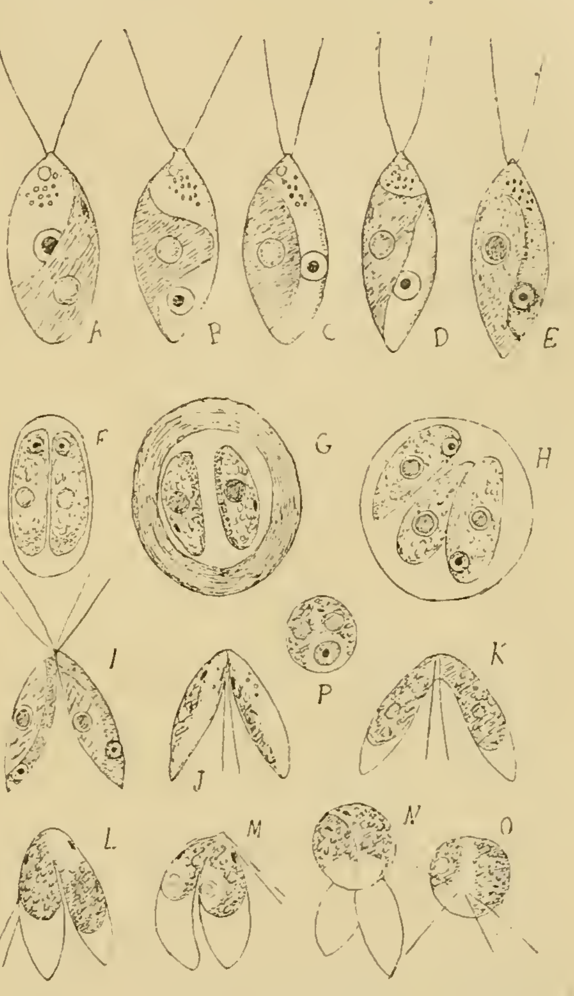


Fig. 17. — Structure et développement du *Chlamydomonas ovata* sp. nov. (Gross. 1000.)

Le sporange s'entoure quelquefois de gélatine : nous en avons trouvé un ayant deux cellules, qui montrait une enveloppe très épaisse à stries concentriques (fig. 17, G).

Reproduction sexuelle. — Nous n'avons pu établir aucune différence entre les sporanges ordinaires et les gamétosporanges. Les gamètes sont un peu plus petits que les zoospores ; le chloroleucite et le protoplasma forment

deux bandes parallèles ; le noyau est postérieur et le pyrénoïde médian ; le point oculiforme est situé sous la membrane, du côté du chloroleucite. Les deux gamètes se réunissent par l'extrémité antérieure : la fusion s'opère peu à peu ; le protoplasma se retire graduellement de l'extrémité postérieure du corps ; finalement les deux gamètes abandonnent complètement leur membrane et se confondent en une sphère à quatre flagellums (fig. 17, I, J, K, L, M, N, O). L'œuf ainsi formé (fig. 17, P) conserve encore quelque temps ses deux chloroleucites distincts, pendant que s'opère la fusion des noyaux. La copulation des gamètes, lorsqu'elle est commencée, peut ne durer que quatre ou cinq minutes ; parfois, elle s'effectue beaucoup plus lentement.

GENRE CARTERIA

On range maintenant dans le genre *Carteria*, les *Chlamydomonas* à quatre flagellums ; c'est une distinction commode. Il est bon de faire remarquer toutefois qu'elle ne tient pas compte des différences de structure interne qui peuvent se présenter. En effet, dans chacun de ces genres, les diverses espèces présentent des différences d'organisation très grandes, alors que d'un genre à l'autre, pour diverses espèces, il y a, sauf en ce qui concerne le nombre des flagellums, similitude complète d'organisation.

1° *Carteria cordiformis* Carter.

C'est une espèce difficile à cultiver : elle s'est rencontrée dans des cultures renfermant d'autres Chlamydomonadinées ; nous l'avons vue ensuite disparaître rapidement ; en examinant des matériaux fixés, il nous est arrivé de rencontrer de temps en temps des individus que nous avons étudiés.

Structure de la cellule. — Les zoospores ont la forme

caractéristique qui a valu à l'espèce son nom spécifique ; les quatre flagellums partent du fond de l'échancrure, et à leur base, se trouvent deux vacuoles contractiles ; le stigma est disciforme et situé vers le tiers antérieur du corps ; le chromatophore est en cloche et le pyrénoïde gros et arrondi. A ces renseignements, nous pouvons en ajouter quelques autres (fig. 18, A, B, C, D). On peut délimiter exactement, au moyen des doubles colorations, le protoplasma et le chromatophore : le protoplasma occupe la chambre antérieure, souvent très réduite, il est presque homogène ; le chromatophore, qui est massif, forme, en général, plus des deux tiers du volume total du corps ; il est alvéolaire, chaque alvéole renfermant un grain d'amidon ; dans certains individus, le protoplasma envoie des trabécules qui traversent irrégulièrement le chromatophore jusqu'à la membrane ; une autre disposition assez fréquente est celle qui est représentée (fig. 19, C) ; le protoplasma se prolonge de chaque côté en cloche.

Reproduction asexuelle. — Au moment de la reproduction, le corps s'élargit dans le sens transversal ; le pyrénoïde s'allonge beaucoup dans le même sens en diminuant de diamètre, et le noyau entre en division. Le fuseau achromatique est perpendiculaire à l'axe. Nous n'avons rencontré, à cette première bipartition, que le stade tonnelet (fig. 18, E), ce qui ne nous a pas permis de compter le nombre des chromosomes. Lorsque les noyaux-filles sont reconstitués, le chromatophore s'échancre et une ligne de division va de l'avant à l'arrière : la séparation définitive se produit s'il s'agit d'un sporange à deux zoospores ; et dans chaque noyau, un nouveau nucléole se montre et grossit. Mais une seconde bipartition peut suivre la première ; dans ce cas, les noyaux n'ont pas de nucléole ; on voit seulement un certain nombre de granulations chromatiques (fig. 18, F, G) ; cette seconde division se fait, comme la première, suivant le mode indirect. Nous avons ren-

contré à cette phase du développement le stade de la plaque équatoriale (fig. 18, I, J) ; les chromosomes sont très petits, un peu allongés dans le sens de l'axe : nous pensons qu'il y en a tout au plus une douzaine ; le stade tonnelet n'offre rien de particulier (fig. 18, K) ; mais on voit que les deux fuseaux achromatiques peuvent être à peu près parallèles ; cette seconde division du corps est longi-

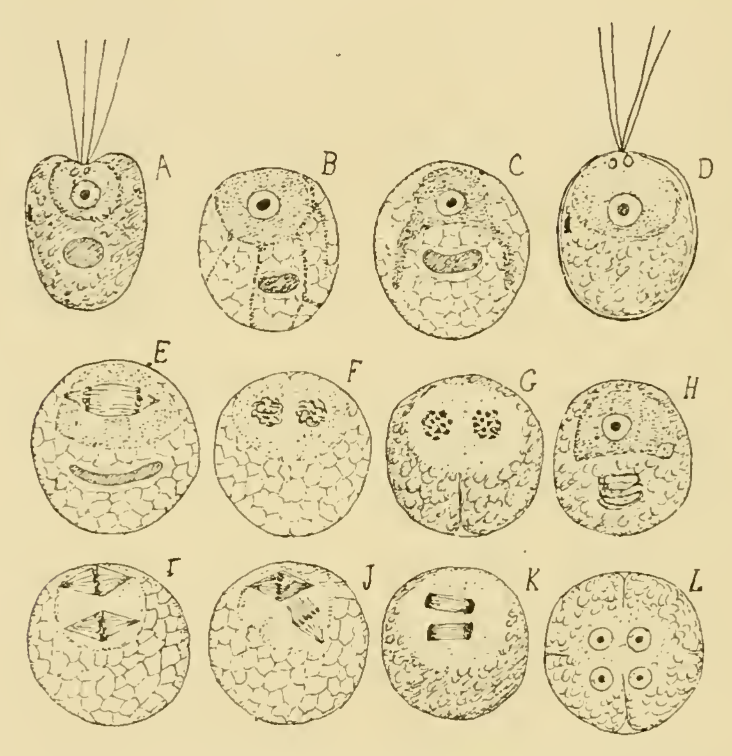


FIG. 18. — Structure et développement du *Carteria cordiformes*. (Gross. 900.)

tudinale ; elle est en même temps perpendiculaire à la première ; des déviations peuvent aussi se produire, lorsque les fuseaux achromatiques se croisent (fig. 18, J).

Toutes les cellules-mères n'étaient pas cordiformes dans nos préparations : certaines avaient un contour elliptique ; quelques-unes possédaient des pyrénoïdes, d'autres en étaient dépourvues ; à propos du pyrénoïde, un de nos dessins le montre ayant une apparence striée comme dans certains *Chlamydomonas* (fig. 18, H).

2° *Carteria multifilis* Fres.

Cette espèce a été décrite en 1856 par Fresenius qui en donna une bonne description pour l'époque (1) ; sa reproduction sexuelle fut découverte plus tard par Rostafinski qui indiqua les caractères des gamètes et leur mode de copulation (2). Tandis que les individus asexués sont produits par deux ou par quatre dans la cellule-mère, les gamètes sont en général au nombre de huit dans le sporange ; ces derniers, désignés sous le nom de microgonidies, diffèrent, d'après Rostafinski, des zoospores ordinaires par leur taille plus faible, l'absence de vacuoles et par leur extrémité antérieure incolore ; c'est par cette partie antérieure incolore que les microgonidies effectuent leur copulation par deux : il en résulte une zoospore ayant huit flagellums et deux points oculiformes ; bientôt les flagellums disparaissent et la zoospore se transforme en une spore de repos ; les gamètes qui copulent sont de même grosseur ou de taille différente ; elles peuvent provenir d'une même cellule-mère.

Plus récemment cette espèce a été étudiée très complètement par Goroschankin (3). Les zoospores ont le corps plus ou moins ovale ; quelquefois il est arrondi : la longueur oscille entre 9 et 16 μ. La membrane est mince et adhérente : il n'y a pas de papille proprement dite ; mais le protoplasma se prolonge en une petite pointe qui porte les quatre flagellums. Le chromatophore a la forme d'une coupe : il limite une chambre antérieure peu développée qui renferme le protoplasma ; le pyrénoïde est arrondi et

(1) Fresenius : *Beiträge zur kenntniss mikroskopischer Organismen.* (Abt. der Senkerbergischen Gesellschaft, 1856.)

(2) Rostafinski : *Beobachtungen über Paarung der Schwarmsporen* (Bot. Zeit., 1871.)

(3) Goroschankin : *Beiträge zur kenntniss der Morphologie und Syst. der Chlamydomonaden*, II, p. 24-30.

relativement très gros ; le point oculiforme, de couleur rouge, est situé sous la membrane, vers le tiers antérieur du corps ; il est hémisphérique.

Le noyau nucléolé est plus petit que le pyrénoïde : on peut l'apercevoir sans l'aide d'aucun réactif ; au-dessus du noyau, se trouvent deux vacuoles contractiles.

La reproduction asexuelle n'offre rien de particulier. La reproduction sexuelle se fait par des gamètes qui naissent par huit, plus rarement par quatre dans chaque cellule-mère ; leur grosseur varie beaucoup : la longueur est ordinairement de 7 à 9 μ ; leur structure ressemble à celle des individus ordinaires, sauf l'absence d'une membrane. Pendant la copulation, les gamètes s'unissent par la partie antérieure incolore, ainsi que l'a décrit Rostafinski, mais la marche générale de la fusion s'écarte en général assez sensiblement de celle du *Pandorina Morum* auquel on l'a rapportée. Goroschankin, sauf dans trois ou quatre cas, a vu, pendant la copulation, le protoplasma se retirer de la partie postérieure du corps dans chaque gamète ; les deux éléments sexuels, ayant ainsi abandonné leur enveloppe, s'unissent en une zoospore à huit flagellums ; celle-ci nage quelque temps, perd ses flagellums et se recouvre d'une enveloppe ; l'œuf grossit et sa membrane se différencie en trois couches dont la moyenne incolore est plus épaisse ; il se produit ensuite un pigment rouge et une grande quantité d'amidon qui masque le noyau et les deux pyrénoïdes ; la dimension de ces œufs est de 12 à 16 μ.

La germination des œufs, dans les conditions favorables, se produit déjà au bout de trois ou quatre semaines ; ils donnent naissance à quatre ou huit cellules vertes qui sont contenues à l'intérieur d'une vésicule formée par la membrane interne de l'oospore.

Les formations palmelloïdes sont faciles à obtenir ; on peut rencontrer des agglomérations de gélatine renfermant

des cellules qui sont alors allongées ; la membrane commune des colonies se liquéfie facilement et la limite n'est souvent indiquée que par une rangée de particules solides qui adhèrent à cette surface. La colonie comprend une quantité d'enveloppes ayant chacune huit cellules, à côté desquelles d'autres n'en possèdent que quatre. Une propriété caractéristique de ces formations palmelloïdes consiste en ce que les cellules vertes conservent très longtemps leur pyrénoïde, leurs vacuoles et leur point oculiforme.

Structure de la cellule. — Comme dans les espèces précédentes, nous avons essayé de déterminer la limite exacte entre le protoplasma et le chromatophore ; nos observations ont porté sur des récoltes différentes et leurs résultats indiquent que la structure du corps est susceptible de variations assez étendues que nous allons indiquer.

La description de Goroschankin doit être modifiée : ainsi la membrane du corps est loin d'être toujours très mince, « sehr dünn », chez les individus asexués ; dans une de nos récoltes, les zoospores, qui étaient sphériques pour la plupart, étaient recouvertes d'une épaisse membrane (fig. 19, A, C) ; on pouvait même souvent arriver à distinguer, dans cette membrane, des stries concentriques : sur beaucoup d'individus vivants, la surface du corps se montrait parsemée, au contact immédiat de la paroi, de nombreux petits granules réfringents disposés en stries régulières ; dans les générations qui ont suivi, la membrane a repris peu à peu sa minceur ordinaire (fig. 19, B, D).

Le mode d'insertion des flagellums est décrit d'une manière différente par Goroschankin et Dill ; le premier les fait partir tous les quatre du même point de la papille : le second conteste l'exactitude de cette description et, d'après lui, ils sont insérés par paires à droite et à gauche de la papille. Nous avons tenu à élucider ce point particulier ; les quatre flagellums sont insérés sur la

papille ; cela se voit surtout bien lorsqu'on est arrivé à faire contracter le protoplasma à la partie antérieure du corps ; il n'adhère plus alors à la membrane que par un point qui correspond à l'insertion des flagellums (fig. 19, C).

Lorsqu'on veut, par le moyen des doubles colorations, déterminer les limites du protoplasma et du chromatophore, on se trouve en présence de difficultés assez grandes. Dans les gros individus à membrane épaisse dont nous avons déjà parlé, le corps est bourré de granules d'amidon ; il y a un gros noyau nucléolé qui s'appuie directement sur le pyrénoïde ; au lieu d'être exactement sphérique, ce noyau est aplati du côté où il touche à la couche d'amidon qui recouvre le pyrénoïde : toute la substance nucléaire se colore en rouge, si l'on a employé le picro-carmin et l'hématoxyline ; la coloration du nucléole est simplement plus foncée. Le protoplasma qui entoure le noyau est peu abondant et, comme ici, il reste à peu près incolore ; il est impossible de le séparer nettement de celui du chromatophore ; ce n'est que dans l'intervalle qui sépare la papille, du noyau, qu'on peut voir une sorte de substance homogène peu abondante qui se continue avec le protoplasme des flagellums ; tout le reste du corps qui représente le chromatophore est gorgé d'amidon. Dans d'autres cultures, surtout dans celles qui produisent les gamètes, le protoplasma redevient plus abondant ; il se montre en même temps plus sensible aux réactifs, de sorte qu'on peut alors délimiter la chambre antérieure (fig. 19, B), comme nous l'avons fait pour d'autres espèces.

Reproduction asexuelle. — Nous n'avons pas vu de divisions indirectes dans les sporanges : mais certains groupements nucléaires quaternes semblent indiquer que la division se fait, comme dans le *Carteria cordiformis*, par deux divisions longitudinales perpendiculaires entre elles ; il se produit une déviation comme dans le *Ch. Monadina*, et finalement les deux couples, à l'arrangement définitif

dans le sporange, sont placés perpendiculairement l'un à l'autre (fig. 19, E).

Reproduction sexuelle. — Rostafinski a décrit dans la reproduction sexuelle des gamètes qui s'unissent sans abandonner leur enveloppe ; d'après Goroschankin, au contraire, presque toujours les gamètes quittent leur enveloppe pour la copulation ; mais ce dernier savant laisse indécise la question de savoir laquelle des deux des-

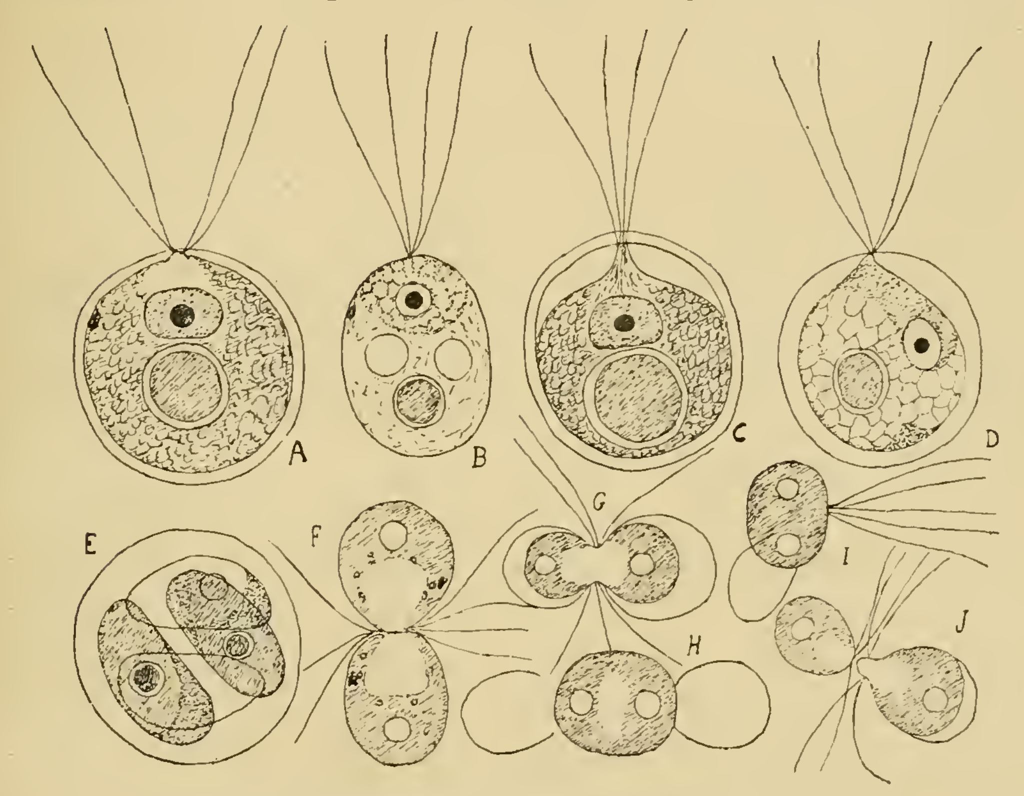


Fig. 19. — Structure des zoospores de *Carteria multifilis* ; copulation des gamètes.

criptions répond à la reproduction sexuelle normale ; il se demande s'il n'a point eu affaire à une fécondation retardée. Les nombreuses copulations que nous avons eu l'occasion d'observer répondent pour la plupart au type signalé par Goroschankin ; les gamètes s'unissent par la partie antérieure et ils se balancent ainsi souvent plusieurs heures avant de présenter aucune trace de soudure des protoplasmes (fig 19, F) ; puis le protoplasma commence à se retirer lentement de l'extrémité postérieure du

corps ; à la partie antérieure, l'union se fait; si l'intervalle de séparation est trop grand, l'une des zoospores prolonge son extrémité antérieure en une papille qui va à la rencontre de l'autre (fig. 19, J) ; parfois, le contenu de l'un des gamètes est sorti presque entièrement de son enveloppe, alors que l'autre gamète n'offre encore aucun changement.

D'après Goroschankin, les deux gamètes étant unis, il se produit une proéminence latérale qui porte les huit flagellums; on y aperçoit les deux noyaux et les vacuoles contractiles ; le corps des deux gamètes se recourbe en sens inverse. Les protoplasmes quittant la partie postérieure de chaque gamète s'unissent en une zoospore arrondie qui s'échappe de la membrane commune à l'endroit de la proéminence. Dans les nombreux cas observés par nous, il en était un certain nombre dans lesquels les membranes des zoospores restaient distinctes l'une de l'autre et étaient abandonnées séparément à droite et à gauche (fig. 19, H).

La disposition du protoplasma et du chromatophore dans les zoospores qui sont à l'intérieur de la cellule-mère, n'est pas celle qu'ils auront plus tard ; le protoplasma est en forme de croissant, et il occupe la partie antérieure et interne du corps (fig. 19. E); ce n'est que plus tard que le chromatophore prend sa forme définitive en cloche ou en coupe ; nous avons rencontré exceptionnellement des zoospores qui conservaient la disposition primitive; le protoplasma constituait une bande latérale et le noyau se trouvait descendu au niveau du pyrénoïde ; à la partie inférieure du corps, se trouvait un petit amas protoplasmique isolé (fig. 19, D).

Il nous reste une dernière remarque à faire à propos des sporanges ; il arrive fréquemment que, dans chaque couple, les deux zoospores sont orientées en sens inverse ; c'est une disposition que nous avons rencontrée normalement dans le *Chlamydomonas Dilli*.

DEUXIÈME PARTIE

Les algues que nous venons d'étudier dans la première partie de ce mémoire sont unicellulaires ; en donner une description complète aux divers stades de leur existence, c'est faire l'histoire de la cellule ; on touche à toutes les questions les plus importantes d'Histologie proprement dite. Le développement d'un *Chlorogonium* ou d'un *Chlamydomonas* reproduit en miniature celui d'un organisme supérieur ; en le suivant dans tous ses détails, on est forcé d'aborder la plupart des problèmes de Biologie générale.

Nous adopterons, dans cet exposé, l'ordre suivant :

Chapitre I : Eléments de la cellule.

Chapitre II : Division du noyau.

Chapitre III : Reproduction de la cellule.

CHAPITRE I

ÉLÉMENTS DE LA CELLULE

Ces éléments sont au nombre de trois dans une cellule de Chlorophyte : 1° le cytoplasme ; 2° le chromatophore ; 3° le noyau.

1° LE CYTOPLASME

Le cytoplasme est l'élément fondamental, celui qui tient directement sous sa dépendance la vie de la cellule :

les autres formations cellulaires ne sont que des différenciations de cette substance en vue de fonctions spéciales.

A) Disposition du cytoplasme.

Le cytoplasme affecte, dans la cellule des Chlamydomonadinées, des dispositions variées dont il est utile de caractériser les plus fréquentes.

Dans beaucoup de genres et d'espèces, le cytoplasme forme un cordon pariétal, dirigé suivant l'axe de la cellule (*Chlorogonium euchlorum*, *Cercidium elongatum*, *Chlamydomonas Dilli*, *C. ovata*, etc.) ; il peut donner naissance à des trabécules simples ou ramifiés qui, en général, restent au contact de la membrane ; quelquefois cependant, certains de ces trabécules traversent le chromatophore dans toute son épaisseur ; ce cordon se renfle, en son milieu, dans les *Chlorogonium* et les *Cercidium* ; le noyau se trouve logé dans ce renflement.

Le cytoplasme forme, dans d'autres espèces, un axe central qui, partant de l'extrémité antérieure du corps, s'étend plus ou moins loin vers le bas. Dans le *Chlamydomonas Monadina*, il est très gros et atteint presque l'extrémité postérieure de la cellule; vers le milieu du corps, au niveau du pyrénoïde, on remarque une sorte d'étranglement, dans lequel est situé le noyau. Généralement, l'axe cytoplasmique est moins développé ; il ne dépasse guère la moitié ou le tiers antérieur de la cellule (*Carteria multifilis*, *C. cordiformis*, *Chlamydomonas Reinhardi*, etc.) ; le cytoplasme semble alors enfermé dans une sorte de chambre limitée par le chromatophore. Nous avons rencontré quelquefois des trabécules partant du cytoplasme et traversant le chloroleucite dans toute son épaisseur, pour atteindre la membrane : cela est assez fréquent dans le *Carteria cordiformis*, plus rare dans le *Chlamydomonas Monadina*.

A côté de ces deux dispositions principales, il en existe

quelques autres qui se rencontrent moins souvent ; elles méritent cependant d'être signalées.

Dans le *Phacotus lenticularis*, le cytoplasme forme une sorte de calotte à la partie antérieure de la zoospore ; mais quelquefois, l'un des bords se continue sous la paroi jusqu'à l'extrémité postérieure du corps ; la disposition est alors à peu près celle que nous avons mentionnée dans les *Chlorogonium* et le *Chlamydomonas Dilli*.

Dans les espèces qui précèdent, la disposition du cytoplasme montre bien quelques variations du type général qui leur est propre, ainsi qu'on a pu s'en assurer dans la première partie de ce travail ; mais, dans aucune, ces variations ne sont aussi nombreuses que dans le *Chlamydomnoas variabilis*. Quelques zoospores possèdent une chambre antérieure presque aussi développée que celle du *Ch. Monadina* ; d'autres, plus nombreuses, ont leur cytoplasme refoulé à la partie postérieure du corps ; de cet amas irrégulier, situé sous la membrane, partent des trabécules qui traversent le chromatophore ; l'un d'eux se rend à la base des flagellums.

Dans l'étude de la disposition du cytoplasme, il existe un facteur dont il faut nécessairement tenir compte : il s'agit de la nutrition holophytique.

Il résulte de nos observations qu'avec une nutrition holophytique intense, c'est-à-dire avec des cultures soumises à un éclairage forcé, la quantité de cytoplasme diminue dans une très grande proportion. Le chloroleucite, par le fait du surcroît d'activité, augmente de volume ; non seulement il se remplit d'amidon, mais très vraisemblablement il fait des emprunts au cytoplasme qui se réduit et devient achromatique ; c'est surtout dans le *Chlamydomonas Dilli* que nous avons observé cette diminution du cytoplasme : le noyau se trouvait reporté au contact direct de la membrane et on distinguait souvent à peine quelques traces du protoplasme incolore qui, le long de la bande pa-

riétale, reliait le noyau à la base des flagellums. Les choses se passent de la même façon dans le *Chlamydomonas variabilis*, le *Phacotus lenticularis*, et probablement dans toutes les espèces. D'un autre côté, une augmentation de cytoplasme peut se produire dans la cellule soumise à un éclairage insuffisant : la variété β du *Chlorogonium euchlorum* était restée quelque temps dans une bouteille de verre jaune ; c'est sans doute à cette cause qu'il faut attribuer la réduction du chloroleucite et l'augmentation correspondante du cytoplasme : la disposition de ce dernier ne répond plus alors à la description que nous avons donnée ; il forme une enveloppe continue autour du chloroleucite.

En résumé, la distribution du cytoplasme et sa quantité sont sous la dépendance de la nutrition. La nutrition holophytique, favorisant le chloroleucite, détermine une diminution du cytoplasme qui perd en même temps ses propriétés chromatophiles. La nutrition superficielle s'effectuant au travers de la membrane, aux dépens des substances organiques dissoutes dans l'eau, amène une augmentation de volume du cytoplasme. Dans la nature, l'équilibre s'établit entre ces deux nutritions, car la zoospore règle elle-même son éclairage ; dans les cultures qui ont lieu dans des soucoupes ou dans des cuvettes de moyenne grandeur, la zoospore n'a pas le moyen de se préserver de l'action des rayons lumineux, lorsqu'elle devient trop intense ou trop prolongée.

On doit tenir compte également, dans l'étude de la disposition du cytoplasme, du fait que des trabécules protoplasmiques précèdent toujours l'apparition des cloisons ; il en résulte que la distribution du cytoplasme dans les cellules-mères est souvent différente de ce qu'elle était dans les individus ordinaires. De même, le cytoplasme, dans les jeunes zoospores, immédiatement après la division, est loin d'avoir toujours la situation qu'il occupera dans la zoospore adulte.

B) Structure du cytoplasme.

La structure du cytoplasme, envisagée chez les animaux et les végétaux, a donné lieu à des divergences d'opinion considérables : avant de décrire ce que nous avons observé chez les Chlamydomonadinées, nous nous bornerons à indiquer sommairement quelles sont les principales théories en présence (1).

La théorie réticulaire a de nombreux partisans qui admettent que le protoplasma est constitué, comme le squelette d'une éponge, par un réseau à mailles plus ou moins larges. Pour Heitzmann, le réseau est formé par de fins filaments anastomosés entre eux et contractiles ; les mailles du réseau sont remplies par une substance moins dense, semi-fluide ; pour Leydig, au contraire, le réseau de fibrilles ou spongioplasma n'est pas contractile : c'est la substance homogène renfermée à l'intérieur des mailles qui possède cette propriété ; dans la théorie réticulaire, les points d'entre-croisement des filaments représentent les granulations protoplasmiques.

Butschli considère le protoplasma comme une substance homogène criblée d'une infinité de petites vacuoles renfermant un liquide inerte ; ces vacuoles, qui mesurent à peine 1 μ de diamètre, sont arrondies ou parfois polyédriques par pression réciproque.

Flemming distingue, dans le protoplasma, une substance filaire ou *mitome*, composée par des filaments granuleux ou des bâtonnets indépendants, le tout plongé dans une substance intermédiaire amorphe qui est le *paramitome*.

Nous arrivons à la *théorie granulaire* d'Altmann qui

(1) Consulter Henneguy : *Leçons sur la cellule*. Paris, 1896, p. 31-62. — Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction Charles Julin. Paris, 1894, p. 19-26.

arrive, par des méthodes spéciales, à mettre en évidence dans les cellules des granulations qui sont tantôt isolées, tantôt réunies en filaments ; il leur attribue le rôle d'organismes élémentaires évoluant dans une substance fondamentale indifférente et se multipliant par division ; ce sont des *bioblastes*.

L'intérêt paraît se concentrer actuellement sur la *théorie alvéolaire* de Butschli et la *théorie filaire* de Flemming. Unna est arrivé à distinguer dans le protoplasma alvéolaire des fibrilles différenciées, et Flemming, en discutant les résultats obtenus par Unna, s'efforce de concilier sa théorie avec celle de Butschli ; il admet qu'il existe une fine vacuolisation dans la substance décrite par lui sous le nom de masse interfilaire ou paramitome, et que, dans les travées d'un système alvéolaire, il y a place pour un système de fibrilles (1).

Strasburger, dans ses derniers travaux, admet pour le cytoplasme une structure alvéolaire et une structure filaire ; ces deux structures correspondent à des protoplasmes ayant des propriétés et des fonctions différentes.

Ce savant avait depuis longtemps distingué dans la cellule le « formatives cytoplasma » (2) ; plus récemment il le désigna sous le nom de kinoplasma. Le *kinoplasma* tient sous sa dépendance les mouvements de la cellule ; il comprend le fuseau achromatique, le centrosome et les stries radiaires, les flagellums et la papille des zoospores, la partie antérieure du corps des anthérozoïdes et leurs cils vibratiles (3). A ces diverses parties, il faudrait encore ajouter, d'après des travaux plus récents, l'ecto-

(1) Consulter : *Ueber den Bau de Bindegewebezellen und Bemerkungen über die structur der Zellsubstanz in allgemeinen.* (Zeitschrift f. Biologie, Bd. xxxiv, 1897.)

(2) Strasburger : *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgange bei den Phanerogamen,* p. 108, 1884.

(3) Strasburger : *Histol Beiträge, Heft IV. Schwarmsp., Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung,* 1892, p. 60, 131.

plasme, la plaque cellulaire et, sans doute aussi, la membrane nucléaire. La seconde partie du cytoplasme est le *trophoplasme :* il est le siège des phénomènes nutritifs de la cellule.

Cette distinction a été adoptée par un grand nombre d'histologistes; les élèves de Strasburger l'ont développée, complétée et généralisée dans une série de mémoires qu'il serait trop long d'énumérer ici : ces mémoires ont d'ailleurs paru réunis sous un titre commun (1).

Le kinoplasme prend, sous l'action de la triple coloration de Flemming (safranine, gentiane, orange), une nuance violette, alors que le trophoplasme se colore en jaune ou en brun; la chose a été constatée par Harper dans les ascospores d'*Erysiphe*, par Osterhout dans les Equisétacées, par Mottier chez les Phanérogames, par Swingle chez les Sphacélariées, par Strasburger dans les *Fucus*, etc. (2).

De ces divers travaux, une conséquence importante semble se dégager : le kinoplasme et le trophoplasme auraient une structure différente qui pourrait servir à les caractériser; le premier montrerait une structure filaire et le second posséderait une structure alvéolaire; ainsi se trouveraient conciliées les deux théories de Flemming et de Butschli.

Strasburger n'hésite même pas à abandonner les expressions de kinoplasme et de trophoplasme, pour leur substituer celles de plasma filaire et de plasma alvéolaire (3). Ces dernières sont employées dans la dernière édition d'un traité de Botanique bien connu (4).

(1) *Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut* (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XXX, Heft 2 et 3, 1897).

(2) *Cytologische Studien* : *loc. cit.*

(3) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhäute* (Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXX. Heft 4, 1898).

(4) Strasburger, Noll, Schenk et Schimper : *Lehrbuch dür Botanik für Hochschulen*. Iéna, 1898.

Dans la cellule au repos, on ne distingue en général que la structure alvéolaire ; la structure filaire a disparu. On peut supposer que le cytoplasma filaire prend au repos une structure alvéolaire ; on peut également admettre que ses filaments serpentent dans les mailles du réseau alvéolaire. Ce qui rend sa distinction impossible dans ces conditions, c'est que les réactifs actuellement employés ne le différencient pas du plasma alvéolaire.

Il y a cependant un exemple où le plasma filaire continue à être visible dans la cellule au repos. Lorsqu'on examine, en effet, les grains de pollen mûrs du *Lilium Martagon*, en employant la triple coloration de Flemming, on constate que le cytoplasme de la cellule génératrice se colore en violet, alors que celui de la cellule végétative prend une nuance brune. Strasburger croit avoir constaté que le premier a une structure filaire et le second une structure alvéolaire.

La sensibilité du plasma filaire aux réactifs colorants, pendant la division du noyau et la bipartition de la cellule, s'accuse au moment où le nucléole se dissout ; il est probable que la reconstitution des nucléoles dans les noyaux-filles entraîne une diminution de volume de la masse filaire.

Nous n'avons pas tous les éléments nécessaires pour nous faire une opinion arrêtée sur la valeur de ces diverses théories relatives à la structure du cytoplasme ; nous avons peine à croire, cependant, que les idées de Strasburger et de ses élèves puissent être acceptées définitivement sans plus ample informé. Elles exigent la présence presque exclusive, dans toute cellule au repos, de cytoplasme alvéolaire. D'après Butschli, les alvéoles sont des espaces clos de toutes parts ; elles renferment un liquide aqueux ; le diamètre des alvéoles est en général inférieur à 1 μ. Strasburger admet que les vacuoles prennent directement naissance aux dépens des alvéoles.

Notre travail n'a pas, comme objectif principal, l'étude de la structure du cytoplasme ; nous avons employé presque exclusivement comme réactif fixateur l'alcool absolu ; la plupart de nos méthodes de coloration s'appliquaient plus spécialement à l'étude du noyau ; nous pensons cependant que nos observations mettent en évidence une structure du protoplasma plus complexe et surtout plus variée qu'on ne tend à l'admettre.

Il est arrivé assez fréquemment que le cytoplasme n'a présenté aucune différenciation appréciable (1) ; il semblait complètement hyalin et homogène, sans aucune trace d'alvéoles, de vacuoles ou de granulations ; il ressemblait à la substance qui constitue le fuseau nucléaire, sauf, bien entendu, la présence de stries achromatiques. Cette apparence s'est rencontrée autour du noyau dans les *Chlorogonium*, avant et pendant la division du noyau dans le *Phacotus lenticularis*, pendant la formation des zoospores, dans les trabécules épais qui indiquent les lignes de séparation des cellules-filles chez plusieurs espèces, etc. Comme ce cytoplasme était chromatophile, il est à peu près certain qu'un système d'àlvéoles, même très délicat, ne serait point passé inaperçu. Nous admettons donc l'existence d'un *cytoplasme homogène*.

Mais il faut bien remarquer que le cytoplasme homogène n'est pas toujours chromatophile : il peut rester plus ou moins incolore sous l'action des réactifs. Nous en avons trouvé un très bon exemple dans une récolte de *Carteria multifilis* : chez toutes les zoospores, les quatre flagellums se continuaient directement sans transition avec la substance du cytoplasme qui occupe la partie antérieure du corps ; ce cytoplasme était dense et sans aucune trace de différenciation ; il y avait identité absolue,

(1) Nous disposons cependant de deux excellents objectifs apochromatiques de Zeiss.

semble-t-il, entre sa constitution et celle des flagellums; le noyau était très distinct et bien coloré.

Nous avons rencontré d'autres protoplasmes achromatiques, mais à un degré souvent moindre, en particulier dans le *Chlamydomonas Dilli*, lorsque les zoospores sont soumises à un éclairage intense.

1° On peut donc distinguer, dans la cellule des Chlamydomonadinées, un *cytoplasme homogène* qui est *chromatique* ou *achromatique*, selon les circonstances.

Lorsque, dans un *Chlorogonium*, on part de l'amas central homogène chromatophile qui entoure le noyau et s'étend à une distance plus ou moins grande, on assiste souvent à la formation d'un *cytoplasme réticulé*. En effet, des trabécules se détachent du cytoplasme homogène et se dirigent en s'amincissant et en se ramifiant vers les deux extrémités du corps; c'est surtout à la partie antérieure que le phénomène s'observe avec le plus de netteté ; il s'agit bien là d'un réseau formé par des trabécules, ou des fibrilles plus fines ; on ne saurait songer un seul instant à un système clos d'alvéoles ; il est difficile d'autre part de supposer que les alvéoles existent dans les fibrilles elles-mêmes, car celles-ci peuvent être excessivement minces. L'une de ces fibrilles suit un trajet rectiligne en se détachant du réseau et elle se rend au nodule d'insertion des flagellums.

En outre du *cytoplasme homogène*, il existe donc dans la cellule un *système réticulé*.

Nous avons retrouvé cette structure avec la plus grande netteté dans le cytoplasme en forme de croissant du *Phacotus lenticularis* ; les mailles du réseau sont de grandeur variable, de forme polyédrique ; les rubans cytoplasmiques qui forment les cloisons sont homogènes, et *peu colorables* ; l'un d'eux se dirige en droite ligne à la base d'insertion des flagellums, et il est un peu plus sensible que les autres aux réactifs colorants ; nous avons vu

également un réticulum dans les premières récoltes de *Chlamydomonas Dilli* ; le cytoplasme qui le constituait était chromatophile et les mailles, très irrégulières, avaient des dimensions en général très faibles.

2° On peut donc distinguer dans la cellule des Chlamydomonadinées un *cytoplasme réticulé*, qui est *chromatique* ou *achromatique* selon les circonstances.

La théorie réticulaire comprend deux sous-théories : dans l'une, le protoplasma serait composé d'un réticulum contractile, avec un contenu liquide non contractile ; dans l'autre, qui est soutenue par Leydig, Nansen, Griesbach, Schäfer, le réticulum ne serait que le soutien non contractile d'une substance contractile interposée entre ses mailles.

Or, ici, le doute n'est pas permis ; le réticulum seul est constitué par du cytoplasme ; c'est lui qui se continue avec la substance contractile des flagellums ; c'est lui qui joue le rôle d'élément vivant dans la cellule ; nous avons vu comment le réticulum se forme aux dépens du cytoplasme homogène dans les *Chlorogonium* ; on peut assister dans le *Phacotus lenticularis* au phénomène inverse : les mailles disparaissent et le cytoplasme redevient homogène.

La substance qui remplit les mailles n'est pas coagulable ; c'est de l'eau, ou du moins c'est un liquide aqueux ; on ne saurait lui attribuer un rôle actif ; ce n'est pas un élément vivant de la cellule.

Il semble bien d'ailleurs que cette substance intermédiaire n'est pas la même partout. Frend, Paladino, Schmidt, Ed. Van Beneden pensent qu'elle est semi-fluide : c'est le *paraplasma*. Carnoy et ses élèves la désignent sous le nom d'*enchylema*. Fabre-Domerg admet que, chez les Infusoires, le paraplasma a les mêmes propriétés chimiques que l'enchylème ou hyaloplasme.

Les divergences de vue, dans la théorie réticulaire, por-

tent donc d'une part sur l'importance du réticulum, et, d'autre part, sur la valeur de la substance contenue dans les mailles.

Nous venons de dire que chez les Chlamydomonadinées, il *existe un système réticulé dont le réseau est de nature cytoplasmique, alors que la substance contenue dans les mailles est un liquide inerte.*

Quelques observations faites sur la variété β du *Chlorogonium euchlorum* nous amènent à penser qu'un système réticulé peut avoir, dans certains cas, une autre signification.

Certains individus ont un cytoplasme chromatophile ; d'autres possèdent un cytoplasme incolore ; quelques-uns présentent un mélange des deux ; ce sont ces derniers qu'il faut examiner. Le cytoplasme chromatophile dessine a l'intérieur du cytoplasme incolore un réseau d'aspect fort variable, formant ici des amas compacts, là se dispersant en stries festonnées, ailleurs se ramifiant plus régulièrement.

C'est la généralisation du phénomène que l'on observe à la partie antérieure du corps dans les zoospores ; le filet protoplasmique qui vient des flagellums est plus chromatique que le reste du cytoplasme ; il dessine une ligne colorée distincte, alors même que la substance qui l'entoure devient coagulable et même légèrement chromatophile.

3° Nous admettons donc l'existence d'un second système réticulé formé par le mélange de *cytoplasme chromatophile* et de *cytoplasme incolore.*

On ne saurait évidemment être trop réservé dans une question où il y a presque autant d'opinions différentes que d'observateurs. Cependant on nous permettra de faire remarquer qu'un certain nombre des exemples de structure filaire pourraient peut-être se rapporter à un mélange de cytoplasme chromatophile et de cytoplasme incolore.

D'un autre côté, il est bien certain que la distinction que

nous venons de faire dans la structure réticulée n'est pas toujours facile à établir ; par le fait même de l'activité fonctionnelle de la cellule, le liquide des mailles peut renfermer à un moment donné de nombreuses substances qui proviennent soit de l'action des pepsines sur les albuminoïdes, soit d'autres transformations chimiques ; dès lors, la densité et les propriétés de la substance intermédiaire se modifieront et pourront se rapprocher de celle du cytoplasme lui-même.

Nos observations sur la cellule des Chlamydomonadinées ne nous permettent pas d'accorder une grande importance à la *structure granulaire d'Altmann*.

Les granulations que nous avons rencontrées dans les diverses espèces qui font l'objet de cette étude, appartiennent à plusieurs types différents.

a) Le cytoplasme renferme dans sa masse des granulations excessivement petites, dont on ne saurait exactement fixer ni la taille, ni le volume ; c'est une sorte de fine poussière ; à la limite, il devient totalement impossible de décider si l'on a devant soi un cytoplasme homogène ou un cytoplasme granuleux ; cette indécision, nous l'avons éprouvée plusieurs fois avec certains individus de *Chlamydomonas Monadina* et aussi avec des gamétosporanges de *Chlorogonium euchlorum* ; mais il ne s'agit là, très probablement, que d'un simple précipité de substances protéiques provenant soit de l'action des réactifs, soit de l'activité nutritive.

b) D'autres granulations se rencontrent çà et là dans les cellules ; leur présence, si elle était générale, pourrait être interprétée en faveur des idées d'Altmann. Ce sont, en effet, de petites sphères très régulières, pressées les unes contre les autres ; la grosseur est sensiblement égale pour toutes dans un même individu ; elles ont une réfringence un peu supérieure à celle du protoplasme. On peut les observer, à l'état vivant, dans les zoospores

du *Chlamydomonas ovata* ; elles forment un amas plus ou moins large au-dessous des vacuoles contractiles, dans l'espace resté libre entre le point d'insertion des flagellums et le chromatophore ; nos notes portent qu'elles se colorent par l'hématoxyline. On retrouve des granulations semblables et au même endroit dans quelques-uns des gamètes du *Chlorogonium euchlorum*. Chez les individus ordinaires de cette dernière espèce, le chloroleucite gêne l'observation directe ; mais si l'on traite des zoospores par l'iode, un certain nombre d'entre elles montrent nettement ces granulations, non seulement à l'avant, mais aussi à l'arrière, au-dessous du chromatophore ; elles se colorent en jaune pâle. Nous avions espéré un moment que la méthode d'Altmann nous permettrait de les retrouver un peu partout ; il n'en a rien été.

Dans cette méthode, on colore avec une solution de fuchsine acide, chauffée jusqu'à production de vapeurs ; on lave ensuite dans une solution alcoolique saturée d'acide picrique et additionnée de deux volumes d'eau distillée. Les pyrénoïdes, dans nos essais, ont pris une belle couleur rouge et ils se détachaient avec la plus grande netteté sur le fond un peu jaunâtre du protoplasma : mais les granulations elles-mêmes, quoique visibles, ne se montraient nullement fuchsinophiles. Il est vrai que nos matériaux d'étude avaient été fixés à l'alcool absolu et non au mélange de bichromate de potasse à 5 0/0 et d'acide osmique à 2 0/0, comme le recommande Altmann.

Nous ne pensons pas qu'il y ait lieu d'insister davantage pour le moment sur la théorie granulaire ; parmi les partisans de cette structure, certains, comme les frères L. et R. Zoja, n'attribuent pas aux granules un rôle aussi important que celui d'organismes élémentaires ou *bioblastes* ; ils se contentent d'admettre que ces éléments qu'ils désignent sous le nom de *plastidules fuchsinophiles* ont une fonction nutritive ; ils sont d'avis que le cytoplasme ren-

ferme d'autres éléments vivants à l'état figuré ou à l'état amorphe (1).

Nous nous bornerons à les considérer, lorsqu'ils existent, comme un simple produit de la nutrition au même titre que les autres granulations qui nous restent à étudier.

c) Il s'agit ici de véritables globules atteignant la grosseur des grains d'amidon ; nous les avons trouvés à l'intérieur du cytoplasme dans les zoospores et dans les sporanges du *Chlamydomonas variabilis.* Sur les individus vivants, ils se présentent avec l'aspect de grains d'amidon ; mais l'action de l'iode leur communique simplement une teinte jaunâtre ; ils ne se colorent ni par l'hématoxyline ni par le picro-carmin ; ils sont entourés par le réseau cytoplasmique. Ce réseau est formé de cloisons minces : la structure alvéolaire qu'il possède est due à la présence de ces éléments figurés. Nous ignorons comment ces éléments se forment au sein du cytoplasme : ce sont probablement des dépôts de substance protéique mis en réserve. Il est à remarquer que le cytoplasme, dans beaucoup de sporanges, était à peu près complètement achromatique.

d) On rencontre chez plusieurs espèces une substance de réserve qui s'accumule dans le cytoplasme à l'état de globules, de granules et de granulations. Ces éléments se colorent, comme la chromatine du noyau, avec l'hématoxyline et le picro-carmin : c'est pourquoi nous les avons désignés sous le nom de grains de chromatine ; on pourrait aussi leur appliquer le nom de *grains fuchsinophiles*, à cause de leur affinité remarquable pour la fuchsine.

On sait qu'Erlich et ses élèves (2) ont montré qu'il existe à l'intérieur de beaucoup de cellules animales des granulations colorables : les unes *éosinophiles*, qui sont

(1) Zoja L. e R. : *Intorno ai plastiduli eosinofili* (Memorie del R. Inst. Lombordo di Sc. e. L., XVI, 1891).

(2) Consulter Henneguy : *La cellule, loc. cit.*, p. 233.

sensibles aux colorants les plus acides ; les autres *amphiphiles*, qui, dans un mélange, retiennent à la fois le colorant acide et le colorant basique ; les *granulations basophiles* se colorent par les réactifs basiques ; il existe également des granulations *neutrophiles* qui se colorent dans les réactifs neutres, tels que le bleu de méthylène ; enfin, une variété de granulations basophiles se distingue de la première, par une coloration différente.

Beaucoup d'auteurs se sont occupé de ces éléments que l'on a rencontrés un peu dans tous les tissus animaux. Nicolas, étudiant des cellules glandulaires, a constaté que les granulations se colorent par la fuchsine acide ; Saint-Rémy qui a étudié ces grains fuchsinophiles dans les cellules chromophiles de l'hypophyse chez plusieurs vertébrés, admet qu'ils apparaissent dans le cytoplasme sous forme de fines granulations : elles grossissent en perdant de leur affinité pour la fuchsine et disparaissent sans qu'on sache exactement de quelle façon.

Le *Chlamydomonas Monadina* est, de toutes les Chlamydomonadinées que nous avons étudiées, celle qui se prête le mieux à l'observation des *grains fuchsinophiles*, ou grains de chromatine.

Sur des échantillons fixés à l'alcool absolu, il suffit de faire agir quelques minutes une solution de fuchsine acide; on lave avec une solution concentrée d'acide picrique dans l'alcool. Si l'opération est bien réussie, on peut avoir des cellules dans lesquelles ces granulations sont colorées en beau rouge, à l'exclusion de tout autre élément cellulaire.

En employant un mélange de fuchsine acide, d'orange G et de vert de méthyle, on arrive quelquefois à colorer en rouge le pyrénoïde et les granules, alors que le cytoplasme conserve une teinte verte.

Il est d'ailleurs plus pratique, pour étudier les grains fuchsinophiles, de se servir tout simplement du picro-carmin et de l'hématoxyline ; de la sorte, on obtient des pré-

parations durables, et les autres éléments de la cellule sont beaucoup mieux différenciés.

Ces granules, dans le *Chl. Monadina*, sont situés dans le cytoplasme à la partie antérieure et à la partie postérieure du corps, au voisinage du chromatophoré ; ils sont sphériques ; leur grosseur est variable ; certains ont un diamètre de 2 μ ; d'autres sont beaucoup plus petits. Leur taille est souvent à peu près égale dans une même cellule. La substance qui les constitue est homogène ; par ses diverses réactions, elle semble être voisine de celle qui entre dans la constitution du pyrénoïde et du nucléole, avec quelques différences secondaires : ainsi son degré d'électivité est encore plus grand que celui du nucléole.

La présence de ces granules n'a rien d'absolument constant : quelques individus en ont une centaine environ, peut-être davantage ; d'autres n'en possèdent que quelques-uns ; certains en sont totalement dépourvus.

Nous avons retrouvé des granules identiques dans le *Chlorogonium euchlorum*, lors de la formation des gamètes ; ils sont de plus petite taille ; leur présence sert à indiquer la direction des trabécules cytoplasmiques, alors même que ceux-ci sont indistincts du fait de leur ténuité ou d'une coloration insuffisante. On ne les trouve d'ailleurs que dans les jeunes gamétosporanges ; au moment de la séparation des gamètes, ils ont complètement disparu.

Aux deux espèces précédentes, il faut ajouter le *Chlamydomonas variabilis*.

Ces grains, dont le nombre et la grosseur varient selon les individus, sont, dans les zoospores, fréquemment au contact de la membrane ; dans les sporanges, ils se trouvent à la limite du cytoplasme.

Ces grains de chromatine sont, pensons-nous, destinés à pourvoir aux besoins de la division : dans le *Chlamydomonas Monadina*, ils étaient encore abondants à la première bipartition du noyau ; ils avaient disparu dans les cellules-

filles. Nous avons noté, comme un fait exceptionnel, l'existence de quelques granules dans de jeunes zoospores encore renfermées dans la cellule-mère. Notre opinion est encore confirmée par les observations faites sur les *Chlorogonium*.

Ces grains disparaissent dans les gamétosporanges aux dernières bipartitions du noyau. Or le noyau, d'abord unique, donne naissance en très peu de temps à seize ou trente-deux noyaux-filles ; il est naturel de supposer qu'il a besoin d'utiliser une réserve abondante de chromatine, pour maintenir aux noyaux des gamètes une quantité suffisante de cette substance.

C) *Les flagellums.*

Les flagellums sont au nombre de deux dans la plupart des genres et des espèces ; il n'y a d'exception que pour les *Carteria* dans lesquels le nombre des flagellums est de quatre. Leur longueur est très variable ; en général, elle est à peu près celle du corps lui-même ; parfois, cependant, elle atteint le double, comme dans le *Chlamydomonas variabilis* et le *Carteria multifilis*.

a) *Structure des flagellums.* — Les flagellums ont un diamètre à peu près égal dans toute leur longueur ; toutefois, lorsqu'ils sont très longs, comme dans le *Chlamydomonas variabilis*, ils s'amincissent sensiblement vers leur extrémité.

L'étude des flagellums présente de l'importance au point de vue des théories générales sur la structure du protoplasma ; elle montre mieux que toute autre considération les divergences qui séparent ces théories.

Il y a d'abord à considérer un premier point : Quelle est la *nature* des flagellums ?

On s'accorde assez généralement à penser que la substance qui constitue les flagellums est plus ou moins voi-

sine du cytoplasme. Ainsi Hertwig dit que « les flagellums consistent en une substance homogène, dépourvue de granulations et ressemblant, sous ce rapport, à de courts et minces pseudopodes formés exclusivement d'hyaloplasme » (1). D'après Klebs, la substance des flagellums n'est pas identique avec le cytoplasme ; mais elle en est très voisine (2). Comme les flagellums prennent quelquefois directement naissance, sous les yeux de l'observateur, aux dépens de pseudopodes (3), nous ne pensons pas qu'il soit même nécessaire de faire la réserve indiquée par Klebs. Il existe diverses sortes de cytoplasmes qui diffèrent par leur réfringence, leur densité, leur homogénéité, leur chromatophilie ; la substance qui constitue les flagellums n'est pas autre chose que l'une de ces variétés, caractérisée par sa faible réfringence et son peu d'électivité pour les substances colorantes. D'ailleurs, n'avons-nous pas vu, dans le *Carteria multifilis*, le protoplasme des flagellums se continuer sans aucune transition avec celui qui remplit la chambre antérieure ?

Le second point est le plus difficile à résoudre : Quelle est la structure exacte des flagellums ?

Butschli (4), Klebs (5), Hertwig (6) ont admis que les flagellums étaient formés d'une substance homogène.

Kunstler est d'un avis différent ; pour lui, les flagellums sont constitués par une série de nodules en chapelet, recouverts par une membrane commune ; les nodules ou sphérules sont séparés par une matière intermédiaire. Cette interprétation fait partie d'une théorie sphérulaire

(1) Hertwig : *La cellule*, traduction Julin, 1894, p. 73.
(2) Klebs : *loc. cit.*
(3) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2e série, p. 29-31).
(4) Butschli : *Protozoa* (Bronn's Klassen and Ordnungen, 1889).
(5) Klebs : *loc. cit.*
(6) Hertwig : *loc. cit.*

sur la structure du protoplasme (1). Cette théorie a été modifiée profondément et plusieurs fois par l'auteur (2); dans un travail tout récent, ce savant essaie de la réunir et de la confondre avec la théorie alvéolaire de Butschli (3). Nous ne pouvons savoir exactement la valeur accordée actuellement par Kunstler à la striation des flagellums. « Il y a bien longtemps, dit-il dans son dernier travail, p. 198, que j'ai signalé l'aspect strié transversalement des flagellums en général, de sorte que ces filaments montrent une alternance de lignes sombres et claires correspondant, sans doute, à une structure alvéolaire. » Plus loin, p. 210, on trouve l'observation suivante sur la structure du protoplasme : « Sans vouloir prendre ici une attitude définitive et affirmer l'existence et la réalité positive de ces faits de *structure*, je me contenterai d'indiquer quelques-unes des apparences que dévoile le microscope. »

Dès l'année 1890, notre opinion était que l'aspect noduleux ou strié offert par les flagellums résultait du traitement employé pour les colorer (4) ; c'est aussi l'avis d'Alfred Fischer (5) qui s'exprime de la manière suivante : « Ihnen, wie Kunstler will, einen kornigen Bau zuzuschreiben, liegt kein Grund vor. In Gegentheil sprechen alle angeführten Bedenken dafür, das die Körnchen nur in Folge ausserer Einwirkungen entstehen. »

Nous exprimerions volontiers la même opinion au sujet

(1) Kunstler : *De la constitution du protoplasma* (Bull. sc. du Nord, t. XIV, 1882). — *Contribution à l'étude des Flagellés* (Bull. soc. zool. de France, 1882).

(2) Peytoureau : *La constitution du protoplasma d'après les travaux et l'enseignement de J. Kunstler*, Bordeaux, 1891.

(3) Kunstler : *Observations sur le Trichomonas intestinalis* (Bull. sc. du Nord, t. XXXI, 1898).

(4) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2e série, p. 47).

(5) A. Fischer : *Ueber die Geisseln einiger Flagellaten* (Jahrb. fur wiss. Botanik, t. XXVI, 1894, p. 203).

de la distinction en « flimmergiessel » et « peitschengiessel » que Fischer, à l'exemple de Löffler (1), fait parmi les flagellums. Il se trouve que ceux du *Chlorogonium euchlorum* sont rangés parmi les « peitschengiessel » ; ils seraient munis de petites ramifications.

Dans toutes les Chlamydomonadinées que nous avons étudiées, les flagellums se sont montrés comme des filaments de cytoplasme homogène et non ramifié ; de plus, ce cytoplasme est achromatique. Il ne faudrait pas trop généraliser cependant : Kunstler avait remarqué dans les flagellums du *Trachelomonas hispida* et de l'*Oxyrrhis marina* une sorte d'axe plus coloré ; il y distinguait même souvent de fins trabécules transversaux, divisant la fente axiale en parties assez courtes. J'ai retrouvé cet aspect dans les *Trachelomonas*, mais je n'ai pas vu de cloisons transversales : nous pensons que ces flagellums doivent être considérés comme formés par un axe de cytoplasme homogène chromatophile entouré de cytoplasme incolore ; c'est une différenciation analogue à celle que nous avons signalée dans un des types de structure réticulée.

b) *Mode d'insertion des flagellums.* — Les flagellums se détachent de la partie antérieure de la cellule, soit directement, soit par l'intermédiaire d'une papille.

Le plus souvent, ils se continuent simplement dans le cytoplasme après s'être réunis en un filet unique ; ce dernier n'est visible que dans le cas où il est un peu plus chromatophile que le cytoplasme environnant ; on l'aperçoit assez bien dans le *Chlamydomonas variabilis*, le *Phacotus lenticularis*, etc. ; on réussit parfois à le suivre jusqu'au voisinage du noyau.

Déjà, dans le *Phacotus*, à l'endroit où les flagellums s'unissent dans le cytoplasme, il existe un petit renflement

(1) Löffler : *Bact. Centralbl.* 1889, VI, p. 215.

plus coloré que le reste ; chez les *Chlorogonium*, ce renflement est devenu un petit nodule réfringent colorable ; on doit se demander quelle est sa signification.

La question des rapports des centrosomes avec la formation des cils vibratiles est à l'ordre du jour ; les travaux les plus récents tendent à prouver que les centrosomes tiennent sous leur dépendance, non seulement les mouvements qui se produisent à l'intérieur même de la cellule, mais aussi ceux qui déterminent le déplacement de cette cellule.

Moore, Meves et Lenhossek ont vu, dans les spermatides des Sélaciens, de la Salamandre et du Rat, la première ébauche du filament axile de la queue du futur spermatozoïde apparaître en rapport avec deux centrosomes situés à la *périphérie de la cellule ;* les recherches récentes de Meves établissent que, dans les cellules séminales de différents Lépidoptères, il existe des filaments qui sont en rapport d'une part avec les centrosomes situés à la *périphérie de la cellule* et qui, d'autre part, se terminent librement dans la cavité ampullaire (1). Henneguy a confirmé et précisé sur quelques points les résultats annoncés par Meves ; il a reconnu également que dans les cellules à cils vibratiles bien développés, telles que celles des branchies des Lamellibranches, le renflement qui existe à la base de chaque cil se comporte, vis-à-vis des divers réactifs colorants, exactement comme un centrosome (2).

En ce qui concerne les végétaux, il existe déjà un certain nombre de travaux où la question se trouve soulevée, sinon résolue.

En 1895, Belajeff remarqua dans les cellules spermatogènes des Fougères la présence d'un corps colorable qui

(1) Meves : *Ueber Centralkörper in mannlichen Geschlechtzellen von Schmetterlingen* (Anat. Anzeiger, t. XIV, nº 1, 1897).

(2) Henneguy : *Sur le rapport des centrosomes avec les cils vibratiles* (Comptes rendus, Acad. sc. nº 13, 28 mars 1898).

s'étirait en un filament également très sensible aux réactifs, et placé à la partie antérieure de l'anthérozoïde ; dans une série de notes successives (1), il a étendu depuis ces résultats aux Characées et aux Equisétacées ; il a montré que chez les Fougères et les Equisétacées en particulier, les cils vibratiles prennent naissance sur ce corps.

De son côté, Weber, étudiant la spermatogénèse des *Zamia*, trouvait dans la cellule-mère un corps colorable qui vient se dérouler à la périphérie de la cellule-fille, pour constituer une bande spiralée à la surface de laquelle se développent des cils vibratiles ; il lui a donné le nom de blépharoplaste (2). Cet organe a été vu également par Hirase dans le *Ginkgo biloba* et par Ikeno dans le *Cycas revoluta* (3).

Ikeno considère le blépharoplaste comme un centrosome qui augmente beaucoup de volume et donne insertion aux cils ; s'appuyant sur ses travaux et ceux de Belajeff, il étend cette hypothèse à la spermatogénèse des Characées, Filicinées, Equisétacées, Cycadées et Ginkgoées (4).

L'identité absolue des blépharoplastes et des centrosomes n'est pas encore complètement démontrée chez les végétaux ; la dernière note de Belajeff sur ce sujet (5) laisse la question en suspens.

C'est dans ces conditions qu'il m'a paru intéressant de

(1) Ces diverses notes sont indiquées dans l'historique de son travail, cité plus loin.

(2) Herbert J. Webber : *Peculiar structures occuring in the Pollen-tube of Zamia* (Botanical Gazette, vol. XXIII, nº 6, June, 1897). — *The developpement of the antherozoids of Zamia* (*Id.* vol. XXIV, nº 1, July, 1897).

(3) Hirase : *Notes on the attraction-sphères in the Pollen-cells of Ginkgo biloba* (Bot. Mag., Tokyo, v. VIII, 1894). G. Ikeno and L. Hirase : *Spermatozoids in Gymnosperms* (Annals of Botany, XI, 1897).

(4) J. Ikeno : *Zur Zenntniss des sogenannten centrosomahnlichen korpers im Pollen schlauche der Cycadeen* (Flora, Bd. 85, 1898, Heft 1).

(5) Belajeff : *Ueber die cilienbildner in den spermatogenen Zellen* (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd XVI, Heft 5, juin 1898).

signaler le petit nodule d'insertion des flagellums chez le *Chlorogonium euchlorum*.

Rien ne permet de le considérer comme un centrosome : il y a même contre cette assimilation des raisons qui semblent convaincantes. En effet, en attribuant à ce nodule la signification de centrosome dans le *Chlorogonium*, il faudrait admettre que ces corpuscules deviennent plus visibles après la division du noyau, ce qui est contraire à tous les précédents ; de plus, ce serait un centrosome sacrifié, puisqu'il est abandonné avec la membrane vide du sporange, lors de la sortie des cellules-filles ; il serait nécessaire, d'autre part, qu'il y eût, dans la cellule-mère, d'autres centrosomes pour présider aux divisions nucléaires.

On voit donc que, si le nodule d'insertion des flagellums est réellement, dans certains cas, un centrosome, ce dont il est encore permis de douter, sa signification n'èst pas la même partout.

2° LE CHROMATOPHORE.

Le chromatophore tient une grande place dans la cellule des Chlamydomonadinées ; son volume est, en général, de beaucoup supérieur à celui du cytoplasme ; il est toujours coloré en vert ; c'est donc un chloroleucite. Les doubles colorations nous ont permis de le délimiter nettement dans toutes les espèces ; il possède une individualité bien marquée qui ne disparaît que dans les zygotes âgés : encore faudra-t-il de nouvelles recherches pour savoir ce qu'il devient exactement à ce moment (1). Ajoutons que, dans la variété β du *Chlorogonium euchlorum*, il nous est arrivé de rencontrer quelques individus dans lesquels cet élément ne présentait aucune différenciation permettant de le séparer du cytoplasme.

(1) Voir 3e chapitre.

A) Disposition et forme du chloroleucite.

La forme du chloroleucite est en relation directe avec celle du protoplasma, puisque le corps est rempli par ces deux éléments réunis.

Lorsque le cytoplasme est disposé en une couche longitudinale, placée directement sous la membrane, le chloroleucite constitue lui-même un gros cordon parallèle à l'axe ; il se trouve aminci au milieu dans les *Chlorogonium*. Le cytoplasme subit à cet endroit un élargissement correspondant qui renferme le noyau. La variété β nous a présenté quelques modifications intéressantes ; dans certains individus, le chloroleucite avait une forme ovale massive : le noyau se trouvait reporté vers le haut, et à son niveau, il y avait une légère dépression du chloroleucite. Chez d'autres individus, le chloroleucite étant divisé en deux masses indépendantes, celle du haut était peu volumineuse et souvent arrondie, celle du bas était au contraire très développée ; le noyau se trouvait situé dans l'intervalle.

Le *Cercidium elongatum*, qui possède un chloroleucite semblable à celui des *Chlorogonium*, présente parfois aussi des phénomènes anormaux ; les deux moitiés du chloroleucite se réduisent à un très faible volume ; un long trabécule les réunit : on voit très bien cette disposition sur le vivant.

Dans le *Chlamydomonas Dilli*, la couche cytoplasmique se recourbe à l'extrémité antérieure et à l'extrémité postérieure du corps, de telle sorte que le chloroleucite a une forme ovale et massive. Il en est de même dans le *Lobomonas Francei*, avec quelques variations sur lesquelles il est inutile d'insister.

Dans les exemples qui précèdent, le chloroleucite et le cytoplasme sont placés l'un à côté de l'autre ; parfois

même, le cytoplasme tend à entourer complètement le chloroleucite ; dans ceux qui vont suivre, c'est au contraire le chloroleucite qui entoure le cytoplasme.

Chez le *Chlamydomonas Monadina*, cet élément enveloppe comme d'une calotte le gros cordon protoplasmique axial ; il s'épaissit vers le milieu du corps, au niveau du pyrénoïde et du noyau. On passe par des transitions ménagées au chloroleucite en cloche, tel qu'il se rencontre dans les *Chlamydomonas Reinhardi*, *C. angulosa*, etc., et dans les *Carteria multifilis* et *C. cordiformis*.

Enfin, le chromatophore massif du *Phacotus lenticularis* et surtout celui du *Chlamydomonas variabilis* peuvent présenter des échancrures plus ou moins profondes pour recevoir une partie du cytoplasme et le noyau.

B) Structure du chloroleucite.

La structure du chloroleucite présente des modifications analogues à celle du cytoplasme ; elles ont surtout été étudiées dans la variété β du *Chlorogonium euchlorum*.

Nous avons rencontré dans cette espèce des chloroleucites à substance homogène peu ou point chromatophile ; chez d'autres individus, la substance chromatophile dessinait un réseau irrégulier sur un fond incolore ; plus rarement, les mailles du réseau chromatique renfermaient un liquide aqueux.

Cette constitution du chloroleucite correspond tout à fait à celle du cytoplasme, telle que nous l'avons décrite.

Mais, si nous envisageons maintenant le chromatophore dans l'ensemble de la famille, nous constatons qu'il présente des caractères communs assez nombreux ; il s'agit alors de cellules ayant une nutrition holophytique normale. L'organe travaille ; il est le siège de transformations chimiques dont nous ignorons la nature exacte. Le rôle

de ce chloroleucite consiste à effectuer la synthèse de l'amidon sous l'influence des rayons lumineux.

Si nous considérons le chloroleucite lorsqu'il est bourré d'amidon, sa structure est fort simple; il est constitué par un réseau alvéolaire dont les cloisons sont souvent très minces; chaque alvéole renferme un granule amylacé; le protoplasme des cloisons est homogène et peu colorable. Dans ce cas, le chloroleucite possède donc une structure alvéolaire qui peut être d'une grande netteté, si les colorations sont un peu accentuées.

En général, on distingue parfaitement le cytoplasme d'avec le protoplasma du chloroleucite : le premier est plus chromatophile que le second.

Toutefois la distinction s'efface, lorsque les cultures restent longtemps exposées à la lumière ; le cytoplasme se raréfie et perd quelquefois son électivité pour les réactifs colorants ; le chloroleucite, par contre, augmente de volume, et il arrive à remplir presque complètement la cellule.

Nous n'avons jamais rencontré d'amidon en dehors du chloroleucite, dans le cytoplasme ; s'il s'en produit quelquefois, le fait doit être assez rare.

Le mode de formation de l'amidon à l'intérieur du leucite vert est encore entouré de la plus grande incertitude.

La plupart des théories sur l'assimilation chlorophyllienne font intervenir une décomposition de l'acide carbonique; le carbone avec les éléments de l'eau donnerait l'amidon, alors que l'oxygène mis en liberté se dégagerait.

C'est assez généralement l'aldéhyde formique (CH^2O) qui est considéré comme un des termes transitoires de la formation d'amidon (Baeyer, Boussingault, Berthelot, Kékulé).

On aurait d'abord : $CO^2 + H^2O = COH^2 + O^2$.

L'aldéhyde formique par polymérisation donnerait un hydrate de carbone de la forme glucose : $(COH^2)^6 = C^6H^{12}O^6$.

Enfin, par déshydratation, ce glucose fournirait l'amidon : $C^6H^{12}O^6 - H^2O = C^6H^{10}O^5$.

Bokorny a même cherché à prouver expérimentalement que la transformation de l'aldéhyde formique en amidon a lieu réellement par la cellule verte, en l'absence d'acide carbonique.

L'oxyméthylsulfite de sodium se dédouble à une température peu élevée en aldéhyde formique et en sulfite acide de sodium : $CH^2 < {SO^2Na \atop OH} = CH^2O + SO^3NaH$.

Or, dans une atmosphère privée d'acide carbonique, en présence de la lumière, l'addition d'un millième d'oxymé thylsulfite, à une solution nutritive ordinaire, permet au *Spirogyra majuscula* de former en peu de temps une grande quantité d'amidon ; le lot témoin auquel on n'a rien ajouté, ne présente aucun granule amylacé (1).

Bach fait intervenir également l'aldéhyde formique dans la production d'amidon (2): cet aldéhyde formique résulterait de la décomposition d'un acide carbonique hydraté, selon la formule

$$3CO^3H^2 = 2CO^4H^2 + H^2O + C.$$

Enfin, d'après Crato, l'anhydride carbonique CO^2, pénétrant dans la plante, y serait en dissolution sous la forme d'acide orthocarbonique $C(OH)^4$.

On aurait alors production d'un phénol hexavalent d'après la réaction : $6C(OH)^4 = C^6H^6(OH)^6 + 6O^2 + 6H^2O$.

Ce phénol éprouverait une modification moléculaire qui le transformerait en glucose : $C^6H^6(OH)^6 - C^6H^{12}O^6$.

On doit se demander si le protoplasme ne joue point un rôle plus direct dans la formation de l'amidon.

(1) Bokorny : *Ueber Starkebildung aus verschiedenen Stoffen* (Berichte der deutsch. bot. Gesell., 1888).

(2) Bach : *Contribution à l'étude des phénomènes chimiques de l'assimilation de l'acide carbonique par les plantes à chlorophylle* (Comptes rendus, 1893).

D'après Sachs, il n'est pas impossible que certains principes constitutifs du protoplasme chlorophyllien prennent part à la formation de l'amidon et subissent à cet effet des dédoublements. « Cette possibilité acquiert quelque vraisemblance par ce fait que, dans de nombreux cas, la substance des grains verts diminue et finit par disparaître au fur et à mesure que les grains d'amidon qu'ils renferment s'accroissent (1). » Sachs admet d'ailleurs que le sucre est la matière première la plus prochaine d'où dérive l'amidon.

Belzung est plus affirmatif (2). Selon lui, le chloroleucite naît, sous l'action protoplasmique, de la synthèse de *matière amylacée* et d'un complexe d'autres substances empruntées au *suc cellulaire ;* inversement, il peut reconstituer son hydrate de carbone générateur en se décomposant. L'amidon dérive de la décomposition des principes protéiques chlorophylliens, comme une gouttelette grasse procède d'un dédoublement du protoplasme ; c'est une sorte de sécrétion. Mais, en outre, *un grain d'amidon, se déposant à l'intérieur d'une vacuole, peut être le point de départ d'un leucite.*

Dans les Chlamydomonadinées, à aucun moment de son existence, la cellule en multiplication n'est dépourvue de chloroleucite ; nous n'avons donc pas à discuter son origine ; à chaque bipartition du corps, le chloroleucite se trouve lui-même divisé ; un trabécule cytoplasmique s'intercale entre les deux moitiés et marque la place de la cloison de séparation des cellules-filles. Nous avons vu que parfois des prolongements du cytoplasme ordinaire perforent le chloroleucite dans toute son épaisseur ; nous ignorons s'il existe des cas analogues dans d'autres cellules végétales.

(1) Sachs : *Experimental Physiologie*, 1865, p. 327.

(2) Belzung : *Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens* (Extrait du Journal de Botanique, 1895, p. 39).

Nous ne voulons nullement mettre en doute les observations de Belzung sur l'origine des leucites, dans les plantes qu'il a étudiées : mais nous croyons pouvoir dire que le leucite des Chlamydomonadinées ne peut prendre naissance dans une vacuole, aux dépens de grains d'amidon et de suc nucléaire. Les deux chloroleucites qui prennent part à la formation de l'œuf conservent quelque temps leur individualité ; puis, la couleur verte disparaît, faisant place à un pigment jaunâtre ; la cellule se remplit de grains d'amidon serrés les uns contre les autres ; à ce moment, il devient difficile de distinguer les chloroleucites et de savoir s'ils se fusionnent comme le noyau ou s'ils restent distincts. Ce qui est certain, c'est que les chloroleucites qui apparaîtront à la germination de l'œuf ne peuvent être qu'une *différenciation* du cytoplasme général, soit que la distinction entre le protoplasme du corps et celui du leucite ait persisté, soit qu'elle ait momentanément disparu. Les grains d'amidon, à aucun moment, ne sont dans une vacuole commune ; ils continuent dans l'œuf à être entourés d'une mince couche de protoplasma au contact. Le substratum des leucites de germination, s'il n'est pas distinct du cytoplasme proprement dit, continue donc tout au moins à être formé par du protoplasme alvéolaire ; celui-ci pourra simplement augmenter sa masse en digérant les grains d'amidon et l'huile.

En résumé, si le chloroleucite perd à un moment donné dans l'œuf son individualité, ce qui est encore douteux, le *substratum* des futurs chloroleucites de germination est toujours néanmoins de *nature protoplasmique.*

Dans les Chlamydomonadinées, nous n'avons jamais rencontré de grains d'amidon dans une vacuole avec du suc nucléaire ; le protoplasme est toujours au contact même du grain, qui se trouve ainsi logé dans une petite alvéole.

Nous nous sommes servi, pour l'étude des grains d'ami-

don, d'iodure de potassium ioduré et de teinture d'iode étendue d'eau.

Le premier de ces réactifs qui venait d'être préparé, laissait incolores tous les éléments de la cellule, sauf les granules amylacés et le pyrénoïde : la coloration qu'il fournit varie du jaune au jaune brun.

Le second réactif a une action un peu différente : il colore en jaune le protoplasme et les granules prennent une couleur brun-foncé, noire ou bleue.

D'une manière générale, les réactions sont irrégulières et varient, pour ces granules, non seulement dans des individus différents, mais aussi dans la même cellule.

L'iodure de potassium ioduré, ne colorant pas le cytoplasme et les noyaux, est très avantageux pour étudier la distribution des granules amylacés ; mais il ne peut servir ici à les distinguer de la dextrine ou du glycogène.

Les plus gros grains d'amidon ont été rencontrés dans le *Phacotus lenticularis*, le *Chlamydomonas variabilis*, le *C. Dilli* et le *Carteria multifilis* ; ils sont globuleux, de grosseur égale et remplissent la masse du chloroleucite : ils ne sont séparés que par des travées très minces de protoplasma homogène. Chez les *Chlorogonium*, les granules amylacés sont moins nombreux en général, beaucoup plus petits et de taille inégale ; quelques-uns sont arrondis, d'autres sont allongés en courts bâtonnets ; ils sont plongés au sein d'un protoplasme assez abondant. Le *Chlamydomonas ovata* possédait peu d'amidon et les grains étaient petits : les autres espèces présentaient des cas intermédiaires. Ces différences de grosseur et même de forme ne sont que relatives, puisque chez le *Chlorogonium euchlorum* les granules amylacés sont, dans l'œuf, beaucoup plus gros que dans les individus végétatifs ; leur forme est devenue uniformément globuleuse.

La couche mince d'amidon qui recouvre les pyrénoïdes semble être le plus souvent compacte : son épaisseur est parfois inégale.

Si nous nous demandons d'où vient l'amidon, nous sommes d'accord avec Belzung pour y voir un produit dérivé du protoplasme et à ses dépens. On voit très bien, chez les Chlamydomonadinées, par ce fait que l'organisme est unicellulaire, que la formation de cet hydrate de carbone correspond à une diminution de la substance du chloroleucite et du cytoplasme lui-même (*Chlamydomonas variabilis, Chl. Dilli*).

On a formulé diverses opinions sur la structure des chloroleucites.

Schmitz leur attribue une structure réticulée (1) et Frommann pense que les mailles du réseau sont limitées par des fibrilles qui se croisent en tous sens : ces mailles sont arrondies ou polyédriques (2) : les angles du réseau sont renflés et se montrent comme des points plus sombres. Pringsheim décrivait le chloroleucite comme étant formé par une substance fondamentale spongieuse dont les lacunes irrégulières étaient remplies par le pigment chlorophyllien (3). Meyer admet aussi une substance fondamentale incolore ; mais d'après lui la chlorophylle se trouve sur des grains spéciaux, « grana », dispersés en plus ou moins grand nombre dans la masse ; cette dernière opinion est admise par Zimmermann (4). Schwarz a fait de nombreuses observations sur les chloroleucites : il en conclut que leur substance se compose de *chloroplastine* insoluble dans les alcalis et le suc gastrique et

(1) Schmitz : *Beiträge zur kenntniss der Chromatophoren* (Jahrb. f. w. Botanik, 1884, Bd. XV, p. 173).

(2) Frommann : *Beobachtungen über struktur und Bewegungers des Protoplasmas der Pflanzenzelten*, 1880, p. 6.

(3) Pringsheim : *Ueber Lichtwirkung und chlorophyllfunction in der Pflanze* (Jahrb. fur. wis. Botanik, Bd. XII, p. 313).

(4) Zimmermann: *Die Botanische mikrotechnik*, Tubingen, 1892, p. 199.

de *métaxine* soluble dans l'eau. La chloroplastine constitue des filaments dispersés plus ou moins parallèlement et réunis par une substance intermédiaire qui est la métaxine : il n'y a point de véritable réseau. Les fibrilles ne sont point uniformément imprégnées de chlorophylle ; elles renferment des vacuoles et des sphères qui ont une couleur verte plus intense et sont identiques aux grains de Meyer ; la substance intermédiaire ne paraît pas contenir de pigment (1).

D'après l'ensemble de nos observations sur les Chlamydomonadinées, le chloroplasme se comporte exactement comme le cytoplasme : nous avons vu que chez les *Chlorogonium*, il s'est montré homogène, réticulé ou vacuolaire ; ordinairement peu sensible à l'action des réactifs nucléaires, il est parfois cependant chromatophile.

Le chloroleucite renferme le plus souvent de nombreux grains d'amidon ; il possède alors la structure alvéolaire : chaque alvéole limitée par une mince couche de chloroplasme homogène contient un granule amylacé. Deux remarques sont nécessaires : les grains d'amidon sont ordinairement globuleux ; ils sont entourés au contact par la substance vivante ; par suite, les cloisons sont renflées en certains points : de là, un aspect plus ou moins noduleux du réseau ; ces nodules ne sauraient être toutefois confondus avec les grains de Meyer : nous n'avons rien vu qui puisse être, dans la famille que nous étudions, assimilé à ces derniers. La seconde remarque est celle-ci : lorsque les grains d'amidon sont disposés régulièrement dans le chloroleucite, ce qui est fréquent, la structure a l'apparence fibrillaire ; en effet, les cloisons des alvéoles semblent se continuer dans une même direction : on a

(1) Schwarz : *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, t. V, 1892, p. 41-42).

ainsi deux systèmes principaux de fibres qui se croisent sous un angle variable.

La chlorophylle imprègne le protoplasma du chloroleucite ou chloroplasme ; cela ne fait pour nous aucun doute : mais il est possible que ce pigment puisse diffuser plus ou moins dans le cytoplasme environnant et peut-être dans les vacuoles. C'est surtout chez les *Chlorogonium* que la chose se remarque ; il est certain que la limite du chloroleucite est dans beaucoup de cas moins nette et plus étendue sur les individus vivants qu'après la fixation.

C) Le pyrénoïde.

L'absence de pyrénoïde n'a été constatée que rarement (*Chlamydomonas variabilis*, *Chl. reticulata* Dill) : les autres espèces en possèdent un ou plusieurs ; leur forme est ordinairement sphérique, plus rarement allongée en ruban (*Chlamydomonas Monadina*).

Les espèces qui n'ont qu'un pyrénoïde sont les plus nombreuses : il est alors placé soit au milieu de la cellule (*Lobomonas Francei*, *Chlamydomonas Dilli*, *C. ovata*, etc.), soit plus bas (*Chl. Reinhardi*, etc.). Dans les espèces à chloroleucite en cloche, le pyrénoïde est au-dessus du noyau ; il est au-dessous généralement lorsque le chromatophore est disposé en cordon parallèle à l'axe (*Chl. Dilli*, etc.).

Quelques espèces possèdent deux pyrénoïdes, l'un situé au-dessus du noyau, l'autre au-dessous (*Cercidium elongatum*, *Chlamydomonas grandis* St., etc.).

Parmi les espèces qui ont plusieurs pyrénoïdes, il est nécessaire d'établir une distinction. Chez le *Phacotus lenticularis*, les zoospores n'en présentent d'abord qu'un seul ; plus tard, on en trouve trois ou quatre : ils se trouvent distribués aux cellules-filles du sporange. Dans les

Chlorogonium, les zoospores ont un plus ou moins grand nombre de pyrénoïdes, même lorsqu'elles sont encore dans le sporange ; mais, dans les gamètes, on n'en trouve jamais qu'un seul.

La substance des pyrénoïdes est homogène ; elle a beaucoup d'électivité pour la fuchsine acide, la coccinine, etc. ; elle se colore aussi plus ou moins fortement par l'hématoxyline, le picro-carmin, etc. Goroschankin a signalé dans les zoospores du *Chlamydomonas De-Baryana* une striation du pyrénoïde ; les matériaux avaient été conservés dans la glycérine. Nous avons retrouvé cette striation une première fois dans des conditions analogues, pour une espèce que nous avions étiquetée *Chl. Reinhardi* ; l'aspect était celui d'un peloton formé par un cordon plusieurs fois replié sur lui-même ; nous avons plus récemment revu cette disposition dans quelques individus de *Chl. Dilli* ; on aurait pu croire qu'il s'agissait d'une sphérule composée de petits bâtonnets courbes. Dans le *Phacotus lenticularis*, le pyrénoïde se présente sous l'aspect de deux petites calottes de substance plus colorée réunies par une substance incolore.

Les pyrénoïdes se multiplient par *division* ou *naissent directement* dans le chloroplasme.

Il résulte de nos observations qu'ils peuvent avoir cette double origine dans une cellule végétative. En effet, chez le *Chlorogonium euchlorum*, à côté de pyrénoïdes qui se divisent, on en voit d'autres plus petits qui apparaissent au milieu du chloroplasme : ceux-ci débutent par un petit globule fuchsinophile qui est tout d'abord dépourvu d'amidon : ce corpuscule grossit, l'amidon se dépose à la surface d'abord en couche excessivement mince, puis en couche plus épaisse. Ce sont les jeunes zoospores, après leur sortie du sporange, qu'il faut examiner pour observer ce mode de formation des pyrénoïdes ; on se sert avec avantage de la fuchsine acide ou du bleu de Löffler : la

même cellule peut renfermer à la fois des pyrénoïdes à structure normale, des pyrénoïdes en division et des pyrénoïdes en formation : la petitesse de leur taille, leur indépendance absolue au milieu du chloroplasme, ne semblent laisser aucun doute sur leur nature.

La double origine des pyrénoïdes peut être suivie plus facilement encore dans les sporanges.

1° *Naissance par division.* Il faut choisir de préférence le *Chlamydomonas Monadina :* je ne crois pas qu'il existe, dans tout le règne végétal, d'exemple plus favorable pour suivre cette division. Le pyrénoïde est, comme on le sait, très long et en forme de fer à cheval : dans la cellule-mère, il s'allonge beaucoup et décrit en hélice un tour complet sous la membrane. Ce cordon, de diamètre un peu inégal, se fragmente en son milieu ; les deux moitiés s'écartent légèrement et elles se divisent en deux à leur tour. La séparation s'opère au moyen d'une échancrure annulaire qui gagne jusqu'au centre de l'axe. Chaque tronçon devenu libre se place de façon à être compris dans une cellule-fille ; il occupe le côté externe de chaque zoospore, celui qui est adossé directement à la membrane du sporange ; il se trouve lui-même au contact de la surface du corps, et ce n'est que plus tard qu'il prendra sa disposition définitive.

Le pyrénoïde, pendant cette division, reste homogène et fuchsinophile : sa surface continue à être recouverte d'une couche d'amidon.

2° *Naissance par nouvelle formation.* Elle s'observe régulièrement dans le *Chlamydomonas Dilli.* Le gros pyrénoïde de la cellule-mère qui occupe le centre du chloroleucite, se montre de moins en moins chromatophile ; son contour devient indécis et sa substance finit par se confondre avec celle du chloroplasme. Le pyrénoïde reste ainsi invisible pendant les deux bipartitions successives qui aboutissent à la formation de quatre zoospores : celles-ci ne

tardent pas à montrer un pyrénoïde de nouvelle formation.

Il arrive dans certaines cultures de *Chlamydomonas Monadina* que le pyrénoïde disparaît également dans la cellule-mère : le pyrénoïde de chacune des zoospores a donc une origine protoplasmique.

Là encore, nous constatons, comme pour les *Chlorogonium*, une double origine dans la même espèce.

Ces diverses observations nous expliquent comment il se fait que les *Chlorogonium* qui normalement possèdent des pyrénoïdes bien caractérisés, puissent à un moment donné en être dépourvus.

Les pyrénoïdes ne sont pas d'ailleurs des éléments indispensables du chloroleucite dans la famille des Chlamydomonadinées, puisque nous avons constaté avec certitude leur absence, à tous les moments du développement, dans une espèce, le *Chlamydomonas variabilis*.

Des divergences d'idées au sujet des pyrénoïdes se sont produites à un moment donné entre Strasburger et Schmitz. Le premier admettait (1) une disparition de ces éléments dans les sporanges et le second mettait la chose en doute (2). Strasburger plus récemment revient sur ce sujet (3) ; il fait remarquer que l'exactitude de son opinion ne fait aucun doute après les travaux d'Overton (4), d'Artari (5) et de Klebs (6).

Nos observations établissent que les deux cas peuvent se produire dans une même espèce, non seulement dans les sporanges, mais encore dans les cellules végétatives.

(1) Strasburger : *Zellbildung und Zelltheilung*, III. Aufl., p. 72.

(2) Schmitz : *Die Chromatophoren der Algen* (Verh. d. Naturh. Ver d. p. Rheni. U. Westf., 1883).

(3) Strasburger : *Schwarmsporen, Gameten. Loc. cit.*, p. 73.

(4) Overton : *Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox.* (Bot. Centr., Bd XXXIX, 1889, p. 147).

(5) Artari : *Zur Entwick. des Wassernetzes* (Bull. soc. imp. naturalistes de Moscou, t. IV, 1890, p. 280).

(6) Klebs : *Ueber die Bildung der Fortpflanz. bei Hydrodictyon utriculatum* (Bot. Zeit., 1891).

3° LE NOYAU.

Le noyau est, après le cytoplasme, l'élément le plus important de la cellule. Beaucoup de naturalistes le considèrent comme le résultat d'une différenciation dans le temps, du protoplasma. Cette opinion est très acceptable, surtout si l'on considère qu'au moment de la karyokinèse, le noyau perd une grande partie de son individualité : il ne faut pas oublier toutefois que les chromosomes persistent à ce moment et deviennent même beaucoup plus apparents : or, pour ces derniers, il serait tout à fait prématuré de vouloir établir leur origine.

Les Bactériacées et les Cyanophycées sont à peu près les seuls êtres vivants pour lesquels la présence d'un noyau dans la cellule reste douteuse. Avant d'admettre l'existence de cellules dépourvues de noyau, il faudra rechercher si les chromosomes ne sont point susceptibles de se trouver dans un protoplasma à l'*état libre* sans être contenus dans une vésicule nucléaire. La cellule d'une Cyanophycée se comporte dans son accroissement, dans son mode de reproduction, dans sa vie, en un mot, comme une autre cellule; celle-ci possède des chromosomes, auxquels tout le monde s'accorde à attribuer un rôle très important. Quel peut bien être ce rôle si une autre cellule, dépourvue de ces mêmes éléments, agit exactement de la même façon, dans l'exercice de ses fonctions vitales ?

On arrivera sans doute peu à peu à montrer que partout où il existe un noyau, la karyokinèse avec ses phénomènes complexes existe ; notre travail sur les Chlamydomonadinées en est une preuve qui s'ajoute à d'autres, bientôt nous décrirons une division indirecte dans un groupe plus inférieur, où jusqu'ici la division directe avait été observée presque exclusivement, chez une Amibe.

Nous sommes loin des Monériens d'Haeckel et du passage graduel du monde inorganique au monde organique accepté comme un fait incontestable par tant de philosophes et de naturalistes. En réalité, nous ne connaissons pas l'origine de la cellule ; même dans l'organisme le plus primitif, elle est séparée du monde inorganique par un abîme ; la science ne possède encore rien pour le combler. Ceux donc qui ne croient pas à une intervention créatrice doivent reconnaître qu'ils n'ont absolument rien à mettre à la place.

A) Disposition du noyau.

Le noyau est toujours situé dans le cytoplasme ; il occupe normalement, soit la partie antérieure du corps (*Phacotus lenticularis*, *Carteria cordiformis*, *C. multifilis*, etc.), soit la partie médiane (*Chlorogonium*, *Cercidium*, *Chlamydomonas Monadina*, etc.), soit enfin la partie postérieure de la cellule (*Chlamydomonas Dilli*, *C. variabilis*, etc.). Il peut d'ailleurs subir des déplacements, en vue d'une division prochaine, ou par suite d'une variation dans la forme du chloroleucite ; ces changements de position ont été suffisamment indiqués dans la partie descriptive de ce travail, sans que nous ayons besoin d'y revenir.

Le diamètre du noyau est, dans l'ensemble de la famille, fonction du volume du corps ; c'est dans les grosses espèces, comme le *Chlamydomonas Monadina* et le *Chlorogonium euchlorum*, que l'on rencontre les noyaux les plus volumineux ; par contre, ils sont minuscules dans le *Chlamydomonas ovata* et le *Lobomonas Francei*, espèces très petites.

La forme est presque toujours sphérique ; nous citerons cependant l'exemple du *Carteria multifilis* comme une exception à cette règle. Le noyau dans les zoospores de forte taille que nous avons rencontrées, était appuyé

sur le chromatophore et, de ce côté, sa surface était devenue presque plane.

Il n'y a qu'un noyau par cellule, sauf dans les sporanges ou les gamétosporanges : accidentellement cependant, on rencontre deux noyaux dans les jeunes zoospores (*Chorogonium euchlorum*).

B) Structure du noyau.

Il serait fastidieux d'énumérer ici les diverses opinions qui ont été exprimées au sujet de cette structure; elles sont encore plus nombreuses et plus variées, s'il est possible, que celles qui se rapportent à la structure du cytoplasme : comme pour cette dernière, nous exposerons notre manière de voir actuelle dans la question.

Le noyau comprend une *membrane nucléaire*, un ou plusieurs *nucléoles* et un *nucléoplasme* contenant les chromosomes ; ceux-ci semblent constituer le seul élément à individualité propre du noyau : en effet, au moment de la division indirecte, la membrane disparait ; les nucléoles se dissolvent et le nucléoplasme montre des propriétés analogues au cytoplasme et se mélange avec lui. Ces chromosomes dont l'importance doit être considérable, si l'on en juge par leur présence si générale dans toutes les cellules animales et végétales, par la complexité des phénomènes dont ils sont l'objet et leur concordance, sont eux-mêmes sujets à des modifications assez extraordinaires : ces éléments, très visibles pendant la karyokinèse, s'unissent après en un filament nucléaire qui s'amincit, s'étire et le plus souvent devient invisible au milieu du nucléoplasme. Les chromosomes, qui sont homogènes au moment de la division, montrent ensuite une structure particulière, lorsqu'ils sont réunis en un filament nucléaire ; celui-ci consiste en une substance

homogène, contenant des granulations ou des disques chromatiques disposés en file unique; la substance homogène est désignée sous le nom de linine, elle renferme des granulations chromatiques.

a) *Membrane nucléaire.* — Le noyau, dans les Chlamydomonadinées, est toujours nettement délimité : la membrane nucléaire se présente quelquefois avec un double contour ; mais, lorsque le nucléoplasme et le cytoplasme sont chromatophiles tous les deux, il est impossible de la distinguer comme enveloppe spéciale ; la limite de séparation du noyau et du cytoplasme, dans ce cas, ne s'accuse que par une différence de coloration.

On lira avec profit, dans Henneguy (1), l'exposé des idées qui se sont fait jour au sujet de la nature et de l'origine de la membrane nucléaire ; nous n'avons pas à chercher avec Auerbach si elle est cytogène ou karyogène, puisque nous considérons le cytoplasme et le nucléoplasme comme une seule et même substance.

b) *Nucléoplasme.* — La structure du noyau dépend de deux facteurs différents, ce que l'on n'a pas jusqu'ici, à notre avis, suffisamment envisagé.

Le nucléoplasme, dont la parenté étroite avec le cytoplasme est surtout visible pendant la karyokinèse, éprouve comme celui-ci des différenciations nombreuses et de même ordre : il devient chromatophile ou reste achromatique, totalement ou en partie ; il devient granuleux ou reste homogène, totalement ou en partie ; il prend l'aspect réticulé, soit par un apport d'eau, ce qui donne le suc nucléaire, soit par un mélange de substance chromatophile et de substance incolore.

Les chromosomes, de leur côté, éprouvent des modifications nombreuses : dans le noyau-fille, immédiatement après la mitose, ils sont encore distincts dans du cyto-

(1) Henneguy : *loc. cit.*, p. 96-98.

plasme homogène ; puis, ils s'unissent peut-être en un cordon nucléaire qui s'allonge en se contournant ; à partir de ce moment, nous ignorons ce que deviennent les chromosomes dans les Chlamydomonadinées ; il est impossible de savoir dans quelle mesure ces éléments viennent compliquer la structure propre du nucléoplasme.

Le noyau des Chlamydomonadinées présente dans une même espèce les modifications que nous venons de signaler : nous les avons particulièrement bien observées dans le nucléoplasme des *Chlorogonium.*

Parmi les granulations chromatiques du noyau, il n'est pas toujours facile de distinguer celles qui proviennent d'un simple dépôt dans le nucléoplasme et celles qui appartiennent aux chromosomes. Il s'agit incontestablement des premières, lorsque le nombre en est inférieur à celui des segments chromatiques dans l'espèce considérée ; on peut en dire autant lorsque la grosseur de ces granulations est irrégulière. Cette difficulté que nous venons de signaler pour les Chlamydomonadinées où les chromosomes sont petits, globuleux ou légèrement allongés, n'existe plus au même titre lorsque les chromosomes sont plus gros et de forme filamenteuse.

Il faut avouer cependant que nous n'avons aucun critérium certain pour distinguer un grain de chromatine, qu'il soit déposé dans le nucléoplasme ou dans le cytoplasme, d'un chromosome entier ou de l'un de ses éléments constituants ; les chromosomes, en effet, qui semblent jouer un rôle si important dans les cellules, nous paraissent à un moment donné aussi *homogènes* comme structure qu'un simple dépôt de substance de réserve.

Le nucléoplasme contient quelquefois comme le cytoplasme des granules qui ne se colorent pas par les réactifs de la chromatine : ils peuvent remplir toute la cavité nucléaire ; nous en avons vu de semblables, après l'action de l'iode, dans le *Chlorogonium euchlorum ;* ils se colo-

raient en jaune, comme ceux qui occupent assez souvent les extrémités de la cellule.

On voit que sur plusieurs points nos idées se rapprochent de celles de Carnoy ; celui-ci distingue dans le noyau un karyoplasme, un suc nucléaire et un boyau nucléinien ; le karyoplasme serait constitué par un *réticulum* et un *enchyléma*, comme le protoplasma ; le boyau nucléinien offrirait des dispositions très complexes.

Nous différons d'avis cependant sur un point fondamental : celui de la constitution même *du cytoplasme et du nucléoplasme :* nous les considérons, en effet, comme étant formés par une substance homogène pouvant présenter au cours de l'existence de la cellule les nombreuses *différenciations* que nous avons signalées.

Nous admettons, dans tout ce qui précède, que la chromatine est une substance diffusible, et en cela nous partageons l'avis de van Beneden et d'Henneguy. Le cytoplasme des Chlamydomonadinées fournit un exemple des plus démonstratifs de cette propriété ; dans quelques cas il devient aussi chromatophile que le noyau, sans cesser d'être homogène (*Chlorogonium euchlorum*, *Chl. Monadina*, etc.).

Cette chromatine peut se déposer à l'état de granules ou de grains, soit dans le cytoplasme, soit dans le nucléoplasme; c'est une réserve pour les divisions du noyau.

Nous devons distinguer avec soin ces grains inertes de chromatine des chromosomes granuleux, malgré l'aspect semblable qu'ils présentent : ces derniers sont des éléments vivants qui sont imprégnés de chromatine en totalité ou en partie.

c) *Nucléole.* — Le noyau des Chlamydomonadinées ne renferme normalement qu'un nucléole central : après une bipartition nous en avons trouvé quelquefois deux petits.

Le nucléole occupe en général le 1/3 ou le 1/4 de la cavité nucléaire : sa substance est homogène ; elle a beau-

coup d'affinité pour la fuchsine acide, le vert de méthyle, le picro-carmin, l'hématoxyline, etc.

Au moment de la prophase, alors que le noyau lui-même augmente de volume, le nucléole se dissout peu à peu et disparaît complètement ; après la métaphase, on le voit se former à nouveau au milieu du peloton des chromosomes : d'abord très petit, il grossit et devient de plus en plus chromatophile ; les chromosomes pendant ce temps deviennent indistincts au milieu du nucléoplasme.

Le nucléole ne devient qu'assez rarement vacuolaire ; nous avons vu quelquefois une grande vacuole centrale dans le gros noyau sexuel du *Chlamydomonas Dilli.*

Les idées que nous venons d'exprimer sur la structure du noyau des Chlamydomonadinées s'éloignent plus ou moins sensiblement des théories générales régnantes.

Flemming, dans son ouvrage de 1882 sur la cellule (1), admet que le noyau se compose d'un réseau à mailles continues remplies de suc nucléaire et contenant des nucléoles indépendants du noyau. Schneider pense que le réseau se continue avec les fibrilles du cytoplasme, à travers la membrane nucléaire (2).

La même année, Strasburger (3), suivant en cela l'exemple de Balbiani (4), émettait l'idée que le noyau renferme un cordon continu replié sur lui-même ; il donne l'illusion d'un réseau parce qu'il se contourne en tous sens ; d'après Guignard, le réseau pourrait provenir de la soudure des anses du peloton (5).

(1) Flemming : *Zellsubst. Kern und Zelltheilung.* Leipzig, 1882.

(2) C. Schneider : *Untersuch. uber die Zelle* (Arb. des Zool. Inst. Wien, V. IX).

(3) Strasburger : *Ueber den Theilungsv. der Zellkerne und das Verhältniss der Kernth. zur Zelltheilung* (Arch. f. mik. Anat. 1882).

(4) Balbiani : *Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus* (Zool. Anz., 1882).

(5) Guignard : *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire* (Ann. Sc. natur. Bot., 6e série, t. XVII, 1894).

Rabl, en 1884 (1), cherche à établir que le réseau chromatique provient d'une ramification à plusieurs degrés du filament nucléaire ; ce réseau baigne dans le suc nucléaire.

Ces théories, selon nous, ont le tort de ne faire entrer en ligne de compte dans la structure du noyau que le filament nucléaire et le suc nucléaire.

Le même reproche ne s'applique plus à la théorie de Carnoy (2) : d'après ce savant, le noyau comprend un *karyoplasme*, un *suc nucléaire* et un *boyau nucléinien* ; le karyoplasme serait constitué par un *réticulum* et un *enchyléma* comme le protoplasme lui-même ; le boyau nucléinien offrirait des dispositions complexes.

Cette manière d'envisager la structure du noyau semble avoir peu de partisans en dehors de l'école de Louvain ; Henneguy attribue la formation du réticulum à une coagulation produite par le réactif fixateur (3). En attribuant au karyoplasme et au cytoplasme une structure exclusivement réticulée, la même partout, Carnoy et ses élèves ne peuvent songer à voir leurs idées se répandre et s'imposer ; elles se trouvent en contradiction trop absolue avec la théorie filaire de Flemming et la théorie alvéolaire de Bustchli, qui rallient presque tous les suffrages

Les nucléoles ont été interprétés de manières très différentes ; les uns y voient des portions renflées du réseau chromatique ; beaucoup les considèrent comme des formations nucléaires indépendantes. On a constaté fréquemment dans les cellules animales des déformations amiboïdes de ces corpuscules ; Balbiani, après avoir étudié avec soin la formation de vacuoles dans certains nucléoles (4), a été amené à les considérer comme un organe central de circulation, une sorte de cœur de la cellule. D'après

(1) Rabl : *Ueber Zelltheilung* (Morph. Jahrb., t. X, 1884).

(2) Carnoy : *La biologie cellulaire*, 1884.

(3) Henneguy : *loc. cit.*, p. 106.

(4) Balbiani : *Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative de quelques animaux* (C. R. Société de Biologie, 1864).

Schneider, les nucléoles seraient formés d'un feutrage de filaments entourés d'une sorte de membrane ; le plus grand nombre des auteurs s'accorde cependant à leur attribuer une structure homogène.

Rosen a distingué des nucléoles cyanophiles qui, d'après lui, correspondent à de simples renflements du réseau chromatique et des nucléoles érythrophiles ou eunucléoles (1).

Tous les corps désignés sous le nom de nucléoles n'ont pas nécessairement une signification absolument identique ; certains ne sont peut-être que des dépôts inertes de chromatine ; d'autres sont des éléments vivants ; c'est à ces derniers qu'il faudrait, selon nous, réserver le nom de nucléoles ; mais la distinction n'est pas facile.

RÉSUMÉ

Nos observations sur les Chlamydomonadinées sont insuffisantes, nous le savons, pour édifier une théorie complète de la cellule ; nous ne croyons pas inutile cependant de résumer brièvement la conception à laquelle nous sommes progressivement arrivé.

La cellule est formée par du protoplasma qui présente un grand nombre de différenciations diverses : pour les saisir, il faut prendre comme point de départ le *protoplasma homogène* comme celui des pseudopodes, des flagellums, etc. ; cette expression de *protoplasma homogène* signifie simplement que nous ne pouvons actuellement, avec les moyens dont nous disposons, reconnaître l'arrangement moléculaire ou micellaire de la substance vivante.

Les réactifs nous permettent de reconnaître une première différenciation dans le protoplasme homogène ; il

(1) Rosen : *Ueber tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kern bestandtheile und der sexualkerne* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, t. V, 1892).

peut avoir de l'affinité pour les réactifs de la chromatine : il est *chromatique.* Plus souvent le protoplasme reste incolore sous l'action de ces mêmes réactifs ; il est alors *achromatique.*

Les autres différenciations proviennent soit de son *mode de distribution* dans la cellule, soit de *dépôts* qui s'effectuent à son intérieur.

Les premières ont donné lieu à la *théorie réticulaire*, à la *théorie vacuolaire* et à la *théorie alvéolaire* ; les autres ont donné naissance à la *théorie granulaire.*

La structure *réticulaire* peut être occasionnée par un *mélange* de protoplasme chromatophile et de protoplasme incolore ; elle est due plus souvent à une intercalation d'eau chargée de substances diverses en dissolution. Si les mailles sont limitées par des cloisons complètes, nous tombons dans la structure *alvéolaire* ou *vacuolaire*, qui ne se distinguent l'une de l'autre que par la grandeur des mailles.

Les granulations *fuchsinophiles* et autres qui se déposent quelquefois en grande quantité dans le protoplasma,donnent lieu à une *structure granulaire* qui peut s'ajouter aux précédentes pour les compliquer davantage.

Chacune des structures que nous venons d'énumérer, loin d'être exclusive, peut se montrer dans la *même cellule* associée aux autres ; elles ne sont que des manifestations de l'activité fonctionnelle de la substance homogène vivante.

Cette activité a entraîné également la différenciation d'éléments ayant pour objet plus spécialement des fonctions déterminées. Ainsi, dans une cellule de Chlorophyte, on distingue le *cytoplasme*, chargé plus particulièrement des mouvements de la cellule, de la nutrition superficielle, etc. ; le *chloroleucite*, qui réalise la nutrition holophytique ; le *noyau*, qui préside aux divisions cellulaires, etc. Dans chacun de ces éléments, le protoplasma conserve

les mêmes *propriétés générales* ; il est susceptible d'éprouver toutes les *modifications* de structure que nous avons énumérées. On peut cependant appliquer une désignation spéciale à chaque élément : nous distinguons le *cytoplasme*, le *chloroplasme*, le *nucléoplasme*.

Il est plus difficile de préciser la nature exacte des *pyrénoïdes* dans le chloroplasme, des *nucléoles* dans le noyau ; il nous paraît seulement tout à fait vraisemblable, sinon certain, que ces éléments ne sont pas simplement un dépôt de substance de réserve. Ce qui le montre bien, c'est la propriété qu'ils ont de pouvoir se diviser ; à notre avis, ils représentent une *condensation* de *protoplasme vivant*, lequel, à un moment donné, peut reprendre les caractères de protoplasma ordinaire ; sous l'état condensé, il est fortement chromatophile ; il peut également devenir vacuolaire ou même se séparer en sortes de fibres ou de réseau, mais à un degré beaucoup moindre que le simple protoplasma.

Nous venons de signaler des *différenciations* nombreuses du *protoplasma homogène* qui sont en rapport : 1° avec les *phénomènes généraux* de la vie cellulaire ; 2° avec une *attribution spéciale* à des fonctions déterminées. Il en existe une troisième variété chargée peut-être de la *transmission des caractères héréditaires*, ayant en tout cas un rôle important dans la sexualité. Si elles ont été mieux étudiées dans le nucléoplasme, où elles deviennent très apparentes pendant la karyokinèse, il nous semble probable qu'elles existent également, peut-être sous une autre forme, dans le cytoplasme. Dans le noyau, on leur a donné le nom de *chromosomes*, et leur réunion présumée constitue le *cordon nucléaire*. Les chromosomes se distinguent par leur grande chromatophilie ; celle-ci peut s'étendre à toute la masse lorsque les chromosomes sont libres ; elle se localise sur de petits éléments séparés par du protoplasme incolore dans le cordon nucléaire. Le

cordon nucléaire, dans le noyau à l'état de repos, devient fréquemment invisible au milieu du nucléoplasme, et on ignore jusqu'à quel point il conserve son individualité.

Dans le cytoplasme, de telles différenciations ne sont point en général apparentes : on est cependant en droit de se demander si quelques-unes des *fibrilles de Flemming* n'auraient point une signification analogue ; il faudra essayer de les suivre pendant toute la vie de la cellule.

Tel qu'il est formulé, avec ses imperfections certaines et inévitables, cet exposé aura-t-il une heureuse influence sur l'étude de la connaissance de la cellule ? L'avenir le dira, non sans nous apporter tout d'abord, sans doute, l'écho de nombreuses critiques. Les uns trouveront que cette théorie n'a aucun caractère d'originalité, ce qui est peut-être vrai ; les autres la combattront parce qu'elle va à l'encontre de trop de théories particulières ; quelques-uns remettront en question le point de départ et trouveront dans ce que nous considérons comme *protoplasma homogène* de nouvelles différenciations ; il arrivera alors ce qui s'est produit pour le *sarcode* de Dujardin. Qu'on veuille bien d'avance reconnaître pour notre justification que nous admettons parfaitement que la substance vivante n'est *en réalité* que *pseudo-homogène ;* si nous pouvions réellement pénétrer dans les secrets de son organisation intime et suivre les détails des réactions qui s'y passent, nous verrions toute autre chose. Naegeli (1), Weismann (2), pour ne citer que ceux-là, nous ont déjà, avec leur puissant esprit de divination et de généralisation, fait entrevoir une partie de cette constitution hypothétique de la substance vivante : mais dans le ressort de l'observation directe, il faut être moins exigeant.

(1) Naegeli : *Mechanisch-phy. Théorie der Abstamm.*, 1884.

(2) Weisman : *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, traduction H. de Varigny, 1892.

CHAPITRE II

LA DIVISION DU NOYAU

Le noyau, dans toute la famille des Chlamydomonadinées, se divise par karyokinèse; la division indirecte n'a été rencontrée que dans le genre *Chlorogonium*, où elle ne s'observait d'ailleurs qu'exceptionnellement (voir p. 100-102).

La division indirecte se produit rarement dans le courant de la journée pour les algues vertes; celles-ci, en effet, grâce à la nutrition holophytique, accumulent des réserves qu'elles utiliseront ensuite. Les *Spirogyra*, d'après Strasburger, ne se divisent que pendant la nuit, en général vers dix heures du soir. Les Chlamydomonadinées présentent une latitude plus grande pour l'observation : la karyokinèse a lieu quelquefois dans le courant de la journée; mais on peut la rencontrer plus sûrement à partir de quatre heures du soir environ; elle se continue jusqu'au lendemain matin; des récoltes fixées entre huit et neuf heures montraient encore de nombreuses divisions indirectes.

La durée du phénomène peut être déterminée approximativement; elle serait de deux à cinq heures, d'après les recherches de Flemming, de Peremescho et de Retzius, dans les cellules épithéliales de la Salamandre et du Triton; elle exigerait seulement une demi-heure, d'après Flemming, chez les animaux à sang chaud (1); chez les végétaux, Strasburger a étudié à ce point de vue les cel-

(1) Consulter Henneguy : *La cellule*, p. 365.

lules des poils staminaux du *Tradescantia* ; il a évalué la durée de l'anaphase à 1 heure 1|2, ce qui fait, pour l'ensemble du phénomène, trois heures environ.

Chez les Chlamydomonadinées, la division indirecte s'effectue plus rapidement : dans le *Chlamydomonas Monadina*, la formation des zoospores dure trois heures à partir du moment où la cellule-mère devient immobile ; pendant ce temps, il s'est produit deux divisions séparées par un intervalle de repos ; chacune d'elles n'a donc exigé qu'une heure tout au plus. La karyokinèse est encore plus rapide, croyons-nous, dans les gamétosporanges de *Chlorogonium euchlorum*, pour les cinq bipartitions successives qui peuvent s'y produire : mais, comme le cytoplasme ne se fragmente qu'à la fin, il est difficile de connaître exactement le début de la première division du noyau.

On doit se demander tout d'abord sous quelle influence se produit la karyokinèse : ceci nous amène à parler de formations cellulaires dont on s'est beaucoup occupé chez les animaux et chez les végétaux et qui ont été désignées sous le nom de centrosomes de sphères attractives, de centrosphères, de corpuscule central, d'aster, etc.

Quelques années après la découverte des corpuscules polaires par Van Beneden, Flemming, Hertwig, l'idée vint de les considérer comme des centres d'attraction ; de là, le nom de sphères attractives employé par Van Beneden en 1883. Ce savant, en 1887, détermine la nature exacte de ces sphères attractives ; il signale leur division au cours de la karyokinèse et le dédoublement du corpuscule central. Boveri, la même année, donne le nom de centrosome au corpuscule central et reconnaît en lui le véritable agent de la division nucléaire et cellulaire (1).

Depuis cette époque, les travaux se sont multipliés à

(1) Henneguy : *La cellule*, p. 303-305.

l'infini, sans venir confirmer ou infirmer cette conception des centrosomes et de leur rôle.

Nous ne nous occuperons que des observations relatives aux cellules végétales ; un examen rapide suffira à montrer les résultats contradictoires auxquels on est arrivé.

Guignard est le premier qui signale la présence de sphères attractives dans le règne végétal (1); il les suit aux divers stades de la division du noyau, et il indique leur mode de fusion lors de la fécondation dans le *Lilium Martagon* (2).

Overton dit incidemment, à propos de cette découverte, que l'endosperme jeune de *Ceratozamia* est un objet très favorable à l'étude des centrosphères ; il les signale également dans les *Taxus*, les *Larix*, les *Leucojum*, les *Pæonia*, les *Aconitum*, etc. (3). Schaffner les décrit dans l'*Allium cepa*, le *Vicia faba*, le *Tradescantia rosea*, le *Lilium longiflorum* : leur nombre est de deux à l'intérieur des cellules au repos (4).

Demoor réussit à les voir dans les cellules vivantes des poils staminaux du *Tradescantia virginica*, grâce surtout à un abaissement de température (5).

Schottlander décrit également des centrosomes dans les organes sexuels des *Gymnogramme*, des *Chara* et des *Marchantia* (6).

(1) Guignard : *Sur l'existence de sphères attractives dans les cellules végétales* (Comptes rendus, Acad. des sc., 9 mars 1891).

(2) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. nat., Bot., t. XIV, 1891).

(3) Overton : *On the reduction of the Chromosomes in the nuclei of plants* (Annals of Botany, vol. VII, 1893, p. 142).

(4) Schaffner : *The nature and distribution of attraction-sphères and centrosomes in vegetable cells* (The Botanical Gazette, 1894, p. 444 456).

(5) Demoor : *Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule* (Archiv. de Biologie, 1895, t. XIII).

(6) Schottlander : *Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Breslau, 1892, p. 266-302).

L'existence de centrosomes semblait être ainsi établie d'une façon indiscutable dans les cellules des Phanérogames, des Gymnospermes et des Ptéridophytes ; une série de mémoires récents a tout remis en question.

Citons les observations d'Osterhout pour les *Equisetum*, de Juel pour les *Hemerocallis*, de Debski pour les *Chara*, de Mottier pour quelques Dicotylédones et Monocotylédones (1).

Ces auteurs n'ont jamais réussi à distinguer les centrosomes dans les plantes qu'ils ont étudiées ; Osterhout et Mottier ont vu que le fuseau bipolaire définitif commençait par montrer un nombre variable de pôles, souvent plus d'une douzaine ; ils estiment cette disposition incompatible avec l'existence de sphères attractives.

Guignard, après de nouvelles observations sur les cellules-mères polliniques de diverses Phanérogames (*Nymphæa alba*, *Nuphar luteum*, *Limodorum abortivum*), formule ses conclusions de la manière suivante :

« En résumé, dit-il, la formation des fuseaux pluripolaires, qu'elle soit accidentelle ou normale, ne peut être invoquée comme un argument sans réplique contre l'existence de centres dynamiques durant la division du noyau. Le cytoplasme laisse voir, à un moment donné, des corps distincts des granulations ordinaires. Il est possible que l'élaboration des figures pluripolaires soit en partie indépendante des éléments qui forment les centrosomes ; il peut se faire aussi que les centrosomes n'aient pas toujours une individualité morphologique distincte. Mais il n'en est pas moins certain que les plantes supérieures peuvent être pourvues d'éléments cinétiques différenciés, dont le rôle est le même que celui des corps analogues observés chez les plantes inférieures et chez les animaux (2). »

(1) *Cytologische Studien* (Jahr. fur. wiss. Bot., Bd., XXX, 1897).
(2) Guignard : *Les centrosomes chez les végétaux* (Comptes rendus,

Schaffner, de son côté, continue à admettre l'existence de centrosomes chez les Phanérogames (1) ; dans tous les matériaux examinés par lui, les fuseaux multipolaires provenaient soit de conditions pathologiques, soit d'accidents de préparations. Le noyau de l'*Allium cepa* est accompagné de centrosomes, même à l'état de repos ; ces centrosomes se divisent ordinairement au début de l'anaphase, quelquefois cependant plus tôt ou plus tard.

Fulmer, dans les *Pinus*, trouve aux pôles du fuseau des corpuscules pour lesquels on peut conserver, dit-il, le nom de centrosomes ; il ne les a pas rencontrés dans la cellule au repos, et ne peut se prononcer par conséquent sur leur caractère permanent ou transitoire (2).

La controverse s'est récemment localisée. Nous avons parlé précédemment des blépharoplastes à l'occasion du mode d'insertion des flagellums : ce sont des corpuscules colorables qui donnent naissance aux cils vibratiles des anthérozoïdes, chez les *Zamia* (Weber), les *Ginkgo* (Hirase), les *Cycas* (Ikeno) et les Ptéridophytes (Belajeff). Doit-on identifier ces blépharoplastes avec les centrosomes ? Guignard se prononce pour l'affirmative, et son opinion est partagée par Ikeno. Ce dernier, dans un mémoire remarquable (3), signale les transformations successives que subit le centrosome avant de former les cils de l'anthérozoïde, et il constate qu'Hermann vient de

Acad. des sc., t. 125, 1897, p. 1148-1153). — Un nouveau mémoire vient de paraître sous ce titre : *Les centres cinétiques chez les végétaux* (Ann. sc. natur. Bot., 8e Série, t. V).

(1) Schaffner : *Karyokinesis in the root-tips of Allium cepa* (Botanical Gazette, vol. XXVI, 1898, p. 225-238).

(2) Fulmer : *Cell Division in Pine Seedlings* (Bot. Gazette, vol. XXVI, 1898, p. 239-246).

(3) Ikeno : *Untersuchungen über die Entw. der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei* Cycas revoluta (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXII, 1898).

décrire quelque chose d'analogue pour les spermatozoïdes de la Salamandre (1).

Mais, d'autre part, R. Shaw refuse à ces corps la signification de centrosomes ; les raisons qu'il en donne paraissent convaincantes, puisque la division du noyau peut se produire en dehors de leur intervention (2).

Nous avons déjà fait remarquer précédemment que le nodule d'insertion des flagellums des Chlamydomonadinées, lorsqu'il existe, ne peut avoir la signification d'un centrosome.

En résumé, on sait peu de choses sur l'existence des sphères attractives dans les Cormophytes ; nos connaissances sont un peu plus précises en ce qui concerne les Muscinées et les Thallophytes.

Farmer et Reeves ont signalé des centrosphères chez le *Pellia epiphylla* (3). Strasburger les a étudiées avec soin sur des préparations qui lui ont été communiquées par Farmer ; il reconnaît qu'elles se présentent avec une netteté qui est rare même chez les animaux ; elles sont constituées par une petite sphère au centre de laquelle on trouve quelquefois un centrosome : de la sphère, partent des stries très nettes, qui s'étendent assez loin dans le cytoplasme. Strasburger fait remarquer que les centrosphères ne sont pas visibles en dehors de la karyokinèse ; elles sont même le plus souvent absentes au stade fuseau : on ne les voit guère qu'au début de la prophase et à la fin de la métaphase (4).

(1) F. Hermann : *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese* (Archiv. f. mikros. Ant. 1898).

(2) R. Shaw : *Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia* (Berichte der deut. Bot. Gesellsch., Bd. XVI, 1898).

(3) Farmer et Reeves : *On the occurence of centrospheres in* Pellia epiphylla (Annals of Botany, vol. VIII, 1894, p. 219-224).

(4) Strasburger : *Karyokinetische Probleme* (Jahr. fur. w. Botanik. Bd. XXVIII, 1895, p. 151-204).

Lorsqu'il s'agit des sphères attractives chez les algues et les champignons, il est bon de distinguer deux cas :

1° La sphère attractive est dépourvue de corpuscule central différencié : elle comprend des stries radiaires qui partent d'un amas granuleux de forme discoïde, comme dans l'asque des Pezizes (1), ou d'un amas homogène, de grosseur très variable, comme dans les tétraspores des *Corallina* (2) ;

2° Les stries radiaires partent d'un corpuscule réfringent ou centrosome qui peut se diviser. Swingle en a rencontré de cette forme dans les *Sphacelaria* (3), et Strasburger, dans les *Fucus* (4).

Fairchild, dans les *Basidiobolus*, décrit une autre disposition : les fuseaux nucléaires ont la forme de tonnelets et sont composés de plusieurs faisceaux de fils ; chaque faisceau se termine par un corpuscule colorable : l'auteur hésite à les assimiler à un centrosome (5).

Nous pourrions encore citer les Diatomées au nombre des algues chez lesquelles on a trouvé des centrosomes (6). Lauterborn a même donné quelques détails sur la manière dont le centrosome, qui est nu tout d'abord, se recouvre, au moment de la division indirecte, de stries radiaires (7) ;

(1) Harper : *Kerntheilung und freie Zellbildung im ascus* (Jahr. f. wis Botanik, Bd. XXX. p. 249-284).

(2) Davis : *Kerntheilung in der tetrasporen mutterzelle bei Corallina officinalis* v. *mediterranea* (Berichte der deutsch. Botan. Gesselschaft, Bd. XVI, 1898, p. 266-272).

(3) Swingle : *Zur Kenntniss der Kern und Zellth. bei den Sphacelariaceen* (Jahr. f. wis. Botanik, Bd. XXX, p. 297).

(4) Strasburger : *Kerntheilung und Befruchtung bei* Fucus (Id., p. 351).

(5) Fairchild : *Ueber Kerntheilung und Befruch. bei Basidiobolus ranarum* (Id., p. 285).

(6) Butschli : *Ueber die sogenannten centralkorper der Zelle und ihre Bedeutung* (Verh. d. nat-med-Vereins zu Heidelberg, Bd. IV, 1981, p. 535).

(7) Lauterborn : *Untersuchungen über Bau, Kerntheilungen und Bewvegung der Diatomen*, 1896, p. 55, 86.

ce centrosome disparaît aux derniers stades de la karyokinèse.

Ajoutons que l'on a parfois rencontré dans la cellule au repos, chez les algues et les champignons, des corpuscules colorables analogues à des centrosomes, sans d'ailleurs préciser leur rôle dans la division (Wager, Dangeard, Karsten, etc.) (1).

L'ensemble de ces divers travaux montre que les formations désignées sous le nom de centrosomes sont extrêmement polymorphes chez les végétaux. Pour se convaincre qu'il en est de même chez les animaux, il suffit de se reporter au mémoire tont récent d'Edouard Furst sur les sphères attractives de l'*Ascaris megalocephala* (2) ; la grosseur du centrosome varie beaucoup aux divers stades ; il est tantôt homogène, tantôt différencié en un corpuscule central colorable, entouré d'une zone incolore plus ou moins large.

On a discuté la question de savoir si, comme le pensait Boveri, les globules polaires étaient réellement dépourvus de centrosomes. Furst a rencontré dans ces globules, exceptionnellement, il est vrai, des centrosomes entourés de stries radiaires semblables à ceux des spermatocytes : en général cependant, on n'observe qu'un fuseau avec des stries qui ne s'étendent point dans le cytoplasme ; aux deux pôles du fuseau et à *son intérieur*, existe un petit corpuscule colorable ; il semble que ce corpuscule puisse se diviser en vue d'une nouvelle bipartition du globule polaire. S'il s'agit bien là d'un centrosome, il faut admettre qu'il comprend le fuseau tout entier : ce dernier devient l'équivalent d'un noyau de protozoaire, abstraction faite des chromosomes. Le globule polaire devrait être alors considéré comme un centrosome renfermant les segments

(1) Consulter Zimmermann : *loc. cit.*, p. 124, 156.

(2) E. Furst : *Ueber centrosomen bei Ascaris megalocephala* (Archiv. f. Mikr. Anatomie Bd. 52, 1898, p. 97-131).

chromatiques ; aussi bien peut-il être entouré de stries radiaires qui s'étendent dans le cytoplasme, ainsi que Furst l'a constaté dans l'*Ascaris lumbricoïdes* (1).

Chez les Chlamydomonadinées, malgré le très grand nombre de préparations que nous avons examinées, nous n'avons jamais vu qu'une fois quelque chose qui correspondait exactement à un centrosome ; c'était dans le *Chlamydomonas Monadina*, à la première bipartition, au stade de la plaque équatoriale. A l'un des pôles du fuseau, se trouvait un tout petit corpuscule colorable entouré d'une auréole claire, limitée elle-même par une zone de protoplasme légèrement teinté ; le corpuscule était dépourvu de stries radiaires. L'autre pôle était masqué par un repli du chromatophore.

Nous avons également rencontré en particulier dans le *Chlorogonium euchlorum*, des granulations que l'on aurait pu assimiler à des chromosomes, si leur présence avait été plus fréquente ; il s'en trouvait même quelquefois deux à la limite du noyau à l'état de repos ; ils étaient opposés l'un à l'autre, au contact externe de la membrane nucléaire ou plus ou moins engagés dans le nucléoplasme ; comme ces corpuscules étaient dépourvus de stries radiaires, il nous a été impossible de les assimiler à des chromosomes. Nous en dirons autant de ceux qui se voient quelquefois, à l'anaphase, en dehors de l'arc chromatique formé par les chromosomes.

L'impossibilité où nous étions d'arriver à une certitude sur la nature de ces corps nous aurait découragé de recherches de ce genre, si l'examen de la bibliographie relative aux centrosomes ne nous avait donné l'explication de nos insuccès.

Nous avons suivi très souvent et très facilement, lorsque nos préparations étaient bien colorées, le contour du

(1) E. Furst : *loc. cit.*, p. 129, 130.

fuseau, au stade de la plaque équatoriale : chaque pôle se terminait en *pointe effilée*, ce qui exclut, dans ce cas, la présence d'un centrosome ordinaire ; la pointe venait souvent jusqu'au contact de l'ectoplasme. Nous considérons comme très générale cette disposition des pôles à venir affleurer dans les Chlamydomonadinées à la surface du corps ; on peut même supposer que c'est dans le but d'y prendre un point d'appui, et cela expliquerait, jusqu'à un certain point, l'absence de radiation dans le cytoplasme.

On voit suffisamment, par ce qui précède, combien sont confuses les idées actuelles sur la nature des centrosomes ; à chaque instant, on se heurte à des affirmations contradictoires : la même incertitude existe au sujet de leur rôle. Les uns considèrent ces corpuscules comme des centres d'attraction ; les autres y voient au contraire des centres de répulsion.

Lorsqu'on observe une bulle d'air plongée dans une émulsion de matière grasse ou albumineuse, on voit qu'elle est entourée d'irradiations. Butschli, qui a remarqué le fait, admet que la bulle se contracte et produit ainsi une traction sur la substance environnante : d'après lui, le centrosome se comporterait de la même façon (1).

Henking émet une opinion inverse (2) : il s'appuie sur ce fait qu'une goutte d'eau ou d'alcool tombant sur une surface enduite de noir de fumée détermine la formation de stries rayonnantes semblables à celles d'une sphère attractive ; il en conclut que les centrosomes sont les points de la cellule où s'exerce une pression répulsive.

Henneguy a comparé les figures karyokinétiques avec

(1) Butschli : *Ueber die Künstliche Nachahmung der Karyokinetischen, Figur* (Verhand l.d. Naturhist.-Mediz. Vereins zu Heidelberg, Bd. 5, 1893, p. 28).

(2) Henking : *Künstliche Nachbildung von Kernteilungs figuren* (Archiv. f. mikr. Anat., 1893, Bd. 41, p. 28).

celles que l'on obtient avec de la limaille de fer et un aimant (1) ; il ne considère pas toutefois ces reproductions artificielles comme étant susceptibles de nous renseigner sur le rôle des centrosomes.

Farmer n'accorde qu'une importance tout à fait secondaire aux centrosomes ; il ne les regarde même pas comme des organes morphologiques stables ; ce sont de simples points d'insertion, des granules ou peut-être des masses condensées qui n'ont aucune action directrice (2).

Le seul fait qui puisse être invoqué sérieusement en faveur d'une action attractive des centrosomes a été fourni par Henneguy : celui-ci a vu, chez la Truite, dans le cas de deux fuseaux nucléaires rapprochés, l'un des centrosomes exercer une influence perturbatrice sur la disposition et la répartition des chromosomes du second fuseau (3).

Nous nous refusons cependant à voir là autre chose qu'un cas tératologique et fortuit. En effet, les centrosomes manquent souvent, et la division indirecte ne s'en effectue pas moins suivant la marche ordinaire ; alors même qu'on arriverait à prouver l'existence constante de centrosomes, ce qui est actuellement invraisemblable, nous n'admettrions pas davantage leur rôle attractif. Chez les Chlamydomonadinées, les fuseaux nucléaires, par suite du manque d'espace, sont souvent très rapprochés les uns des autres ; comme, d'autre part, ils sont assez allongés, il en résulte que l'action perturbatrice des centrosomes aurait très fréquemment l'occasion de s'exercer ; or nous n'avons jamais rien vu qui rappelât l'observation, d'ailleurs fort intéressante, d'Henneguy.

(1) Henneguy : *loc. cit.*, p. 386.

(2) Farmer : *On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticæ* (Annals of Botany, t. IX, 1895, p. 508). — *Ueber Kernth. in Lilium-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage* (Flora, t. LXXX, 1895, p. 38-55).

(3) Henneguy : *loc. cit.*, p. 305, fig. 205.

Nous exposerons plus loin notre opinion sur la nature des centrosomes et leur rôle ; il nous faut pour cela étudier d'abord la karyokinèse dans ses diverses manifestations.

A) LA PROPHASE.

La prophase comprend ordinairement : a) *Différenciation des chromosomes ; b) Formation du fuseau ; c) Groupement des chromosomes en plaque équatoriale.*

a) *La différenciation des chromosomes* a lieu au stade de *spirème* ou de *peloton*. Dans les Chlamydomonadinées, le noyau augmente de volume : le nucléoplasme devient homogène et le plus souvent achromatique. Le nucléole qui, à un moment donné, était très gros, abandonne peu à peu sa substance ; son contour devient irrégulier, indécis : il finit par disparaître complètement ; on n'en retrouve plus aucune trace, lorsque le fuseau nucléaire est formé. C'est pendant la disparition du nucléole que s'individualisent en général les chromosomes : il est bon de remarquer cependant qu'ils sont souvent déjà constitués et indépendants, alors que le nucléole est encore intact et occupe le tiers environ de la cavité nucléaire.

Il est assez difficile de relier entre eux les divers aspects qui se produisent dans le noyau, au moment de la formation des chromosomes : avant la première division, nous avons bien vu, dans le *Chlamydomonas Monadina*, de fines granulations chromatiques qui semblaient faire partie d'un cordon pelotonné ; mais cette disposition est rare ; une seule fois, dans le *Chlorogonium euchlorum*, le noyau a montré un ruban chromatique homogène qui décrivait quatre tours en hélice sous la membrane. Le plus souvent, on ne distingue que des taches chromatiques ondulées, irrégulières : le nombre en est d'abord supérieur à celui des chromosomes ; finalement, on ne

trouve plus que les segments chromatiques eux-mêmes rubanés ou globuleux.

Entre deux divisions successives, les chromosomes se voient plus facilement ; ils se montrent alors sous forme de granules chromatiques, de bâtonnets ou de filaments très fins entremêlés en peloton.

En résumé, malgré leur petitesse, ces noyaux présentent au début de la prophase des modifications analogues à celles qui ont été observées ailleurs, chez les animaux et chez les végétaux.

Pendant que se différencient les chromosomes, le nucléole disparaît peu à peu : il était naturel d'établir entre les deux phénomènes une relation de cause à effet : on n'y a pas manqué.

Went a fait à cet égard des observations qui pouvaient paraître concluantes, en particulier sur les noyaux du sac embryonnaire d'*Hyacinthus orientalis* : il pensait que les nucléoles ou leurs fragments étaient incorporés directement dans le cordon nucléaire (1) et en modifiaient la chromatophilie.

O. et R. Hertwig (2), F. Reinke (3) expriment une opinion analogue ; ils considèrent que le nucléole représente une substance de réserve à l'usage des chromosomes.

Zacharias a fait remarquer que la chromatine des chromosomes ne peut provenir au moins directement des nucléoles, car ces derniers renferment bien de la plastine et de l'albumine, mais pas de nucléine (4).

(1) Went : *Beobachtungen über Kern und Zelltheilung* (Berichte der deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. V, 1887, p. 247-251).

(2) O. Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction C. Julin, Paris, 1894, p. 194-195. — R. Hertwig : *Ueber die Entwickelung des unbe fruchteten Seeigeleies* (Aus der Festschrift für Gegenbaur, 1896, p. 30).

(3) F. Reinke : *Zellstudien* (Archiv. f. mikrosk. Anat., 1894, Bd. 43, p. 410).

(4) Zacharias : *Eerwiderung* (Bot. Zeitung, 1888).

Strasburger, modifiant sa première opinion, est d'avis maintenant que le nucléole n'est point utilisé par les chromosomes ; il sert à la formation du fuseau achromatique (1).

Le nucléole dans les Chlamydomonadinées n'a très probablement aucun rôle dans la différenciation des chromosomes ; il nous est arrivé d'en voir un gros intact au milieu des segments chromatiques déjà globuleux ; d'autre part sa grosseur, dans plusieurs espèces, est égale sinon supérieure à la masse totale des chromosomes (*Chlorogonium euchlorum*, etc.).

Deux opinions principales existent au sujet de l'individualité des chromosomes.

1° *Les uns admettent que les chromosomes restent indépendants dans le noyau à l'état de repos.*

Cette idée, soutenue par Rabl dans son travail sur les noyaux des larves de Salamandre (2), a été adoptée par Strasburger. En faisant agir avec précaution l'eau de Javelle sur les noyaux de l'albumen (*Fritillaria, Galanthus, Leucoïum*) et des cellules-mères de pollen (*Lilium bulbiferum, Allium*), ce savant a cru remarquer, avant l'entrée en division, des filaments distincts : il en conclut que les chromosomes ne se soudent point entre eux ; ainsi s'explique naturellement la constance de leur nombre dans les divisions successives (3).

2° *D'autres pensent que les chromosomes s'unissent en un cordon nucléaire unique.*

(1) Strasburger : *Ueber Cytoplasmastr.* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 378).

(2) Rabl : *Ueber Zelltheilung* (Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885, p. 284 et 436).

(3) Strasburger : *Sur la division des noyaux cellulaires, la division des cellules et la fécondation* (Journal de Botanique, mars 1888, p. 81). *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche* (Hist. Beitr., Heft 1, 1888, p. 36).

Cette manière de voir doit la faveur incontestable dont elle jouit actuellement aux observations de Balbiani sur les noyaux des larves du *Chironomus* ; le cordon nucléaire est visible dans le noyau au repos ; ses extrémités viennent se terminer à deux nucléoles distincts ou accolés. Balbiani, après avoir étendu ses recherches à divers autres sujets, est amené à conclure que, dans le plus grand nombre des cas, il existe un cordon unique pelotonné sur lui-même. Guignard, au cours de ses études sur la karyokinèse, s'est prononcé dans le même sens. « Les faits observés, dit-il, parlent plutôt en faveur de l'existence d'un filament chromatique ininterrompu chez le *Ceratozamia*, du moins dans les noyaux des cellules polliniques (1) ; dans un autre mémoire, consacré aux noyaux du *Lilium Martagon*, il confirme ses premières appréciations (2).

L'existence d'un filament nucléaire unique n'est pas, on le conçoit, sans soulever de nombreuses difficultés. La division transversale se borne-t-elle à isoler à la prophase, comme l'admet Boveri, les chromosomes qui se sont unis à la dernière métaphase ? Ou bien les segments chromatiques sont-ils simplement des portions quelconques du filament, ainsi que le pense Hertwig ? S'il ne s'agit que d'une soudure temporaire, l'individualité des chromosomes se trouve sauvegardée tout aussi bien que s'ils restaient indépendants ; dans l'autre cas, il est plus difficile de s'expliquer la constance du nombre des chromosomes.

En ce qui concerne les Chlamydomonadinées, les chromosomes sont trop petits pour que l'on puisse faire utilement une observation sur ces points litigieux. Cependant,

(1) Guignard : *Observation sur le pollen des Cycadées* (Journal de Botanique, t. III, 1989, p. 233).

(2) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. nat., Bot., VIIe série, t. XIV, 1891, p. 173, 183).

il est assez difficile de comprendre comment les nombreux segments chromatiques du *Chlamydomonas Monadina*, par exemple, arriveraient à se placer bout à bout pour constituer un filament unique ; dans quel but, ils se souderaient ainsi pour se séparer à nouveau.

Nous serions assez disposé à admettre que les chromosomes restent indépendants dans le noyau à l'état de repos ; leur substance s'augmente comme celle de la cellule elle-même : il arrive un moment où ils doivent se diviser : comme ils sont très allongés et entremêlés les uns dans les autres, la chose n'est pas possible sous cette forme ; ils se raccourcissent donc et se placent sur un même plan équatorial ; cette dernière disposition évitera les rencontres qui pourraient se produire si les chromosomes restaient mélangés.

La *structure intime* des chromosomes est généralement comprise de la manière suivante. Le cordon nucléaire renferme dans toute sa longueur une rangée de grains de chromatine ou nucléomicrosomes : ces grains sont réunis par des espaces incolores formés de linine ; parfois, les grains sont remplacés par de véritables disques colorables qui alternent avec des disques incolores. Cette constitution granuleuse ou striée du filament nucléaire a été adoptée à la suite des travaux de Baranetzki, de Balbiani, Pfitzner, etc. D'après Strasburger, on peut passer d'une structure à l'autre ; à la prophase, « pendant la contraction des cordons nucléaires, les granulations se rapprochent et se fusionnent, pour s'enrichir en même temps aux dépens de la linine, qui finalement ne forme plus que des bandes étroites entre les disques bien plus épais de chromatine (1). » Cette transformation en disques est le préliminaire de la scission longitudinale.

Guignard ne parle que de granulations : au départ de la

(1) Strasburger : *Sur la division des noyaux nucléaires*, *loc. cit.*, p. 83

prophase, avant l'apparition du fuseau, « on distingue, dit-il, dans le substratum protoplasmique hyalin qui forme la masse fondamentale du filament, au lieu d'une file de granulations plus ou moins fusionnées, deux séries de granulations plus petites, qui sont l'indice d'un dédoublement longitudinal dans le filament, et ce dédoublement s'effectue avant qu'on n'observe des bouts libres dans le peloton nucléaire (1). »

Ces granulations se fusionnent plus tard et la substance des chromosomes devient homogène.

D'après Carnoy, le boyau nucléinien présente les plus grandes variations de structure ; parfois, comme dans la tête des spermatozoïdes, il se condense en une masse homogène ; ailleurs, il constitue un véritable tube, à l'intérieur duquel la nucléine se montre sous des aspects très différents, selon les noyaux.

Dans les Chlamydomonadinées, les chromosomes ne montrent ni granulations, ni stries ; en se différenciant, au début de la prophase, ils apparaissent dans le nucléoplasme achromatique comme des taches rubanées à contour indécis ; puis, en se condensant, leur substance devient plus sensible aux réactifs nucléaires ; la limite se précise et finalement devient très nette ; la structure de ces chromosomes n'a pas cessé d'être homogène, au moins en apparence. D'ailleurs, en admettant que le cordon nucléaire ait réellement une structure striée ou granuleuse, il nous serait difficile de l'apercevoir, puisque la grosseur d'un chromosome, dans plusieurs des espèces de la famille, n'est pas sensiblement supérieure à celle d'un nucléomicrosome ordinaire.

b) Formation du fuseau. — Le fuseau est d'origine cytoplasmique d'après les uns, d'origine nucléaire d'après les autres. La première opinion a été soutenue par Fol,

(1) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation*, *loc. cit.*, p. 174.

Strasburger, Boveri, Van Beneden, Guignard, Henneguy, Schultze, etc. ; la seconde par Zacharias, Carnoy, Pfitzner, Schwarz, R. Hertwig, etc. Flemming a fait remarquer récemment qu'avant la disparition de la membrane, on remarque dans le noyau un réseau fibrillaire qui fournit en partie, sinon totalement, le fuseau achromatique (1).

Belajeff, à la suite de ses recherches sur les cellules-mères des grains de pollen du *Larix europea*, attribue au fuseau nucléaire une constitution mixte ; il serait formé de filaments nucléaires et de filaments cytoplasmiques (2).

Strasburger s'est d'abord montré un chaud défenseur de l'origine exclusivement cytoplasmique du fuseau, tout au moins chez les plantes supérieures (3) ; puis il a été conduit à exprimer une opinion à peu près semblable à celle de Belajeff ; il admet que seules les fibrilles les plus externes sont de nature cytoplasmique ; le reste du fuseau provient du noyau lui-même (4). Dans les cellules-mères des grains de pollen du *Larix europea*, le noyau, avant la disparition de la membrane nucléaire. contient, outre les chromosomes et les nucléoles, un réseau de fibrilles ; celles-ci, par la triple coloration de Flemming, se colorent en violet, alors que les granulations qu'elles renferment prennent une teinte rouge violet, comme les nucléoles. Les fibrilles forment le fuseau après disparition des granules ; ce fuseau, d'abord multipolaire, devient ensuite bipolaire. Strasburger pense que le nucléole est utilisé dans la constitution du fuseau, à titre de substance

(1) Flemming : *Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle*, II (Archiv. f. mikros. Anatom., Bd. XXXVII).

(2) W. Belajeff : *Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen* (Flora, 1894, p. 430).

(3) Strasburger : *Ueber die Wirkungsphäre der Kerne und die Zellgrosse*, Iéna, 1893.

(4) Strasburger : *Karyokinetische Probleme* (Jahr. fur wis. Botanik. Bd. XXVIII, 1895, p. 166).

de croissance. « Nicht dass dessen Substanz sich zu den Spindelfasern gestreckt hatte, sie diente den Spindelfasern vielmehr als Wachsthumsmaterial », *loc. cit.*, p. 167.

Nous constatons une nouvelle orientation dans les « Cytologische Studien » dont nous avons parlé précédemment à propos de la structure du cytoplasme (1). Osterhout constate que, chez les *Equisetum*, des faisceaux de fibrilles s'organisent, en dehors du noyau ; lorsque la membrane a disparu, ces faisceaux pénètrent à l'intérieur de la cavité nucléaire et ils vont s'unir à quelques rares filaments de linine ; le fuseau achromatique qui en provient est d'abord multipolaire ; il devient ensuite bipolaire (2). Mottier décrit également la formation du fuseau aux dépens de fibrilles cytoplasmiques qui divergent de nombreux centres et envahissent la cavité nucléaire après la disparition de la membrane ; le noyau ne renferme à ce stade aucune autre substance que du suc nucléaire (3) dans les *Podophyllum* et les *Helleborus*. Swingle a fait chez les Sphacelariées des constatations intéressantes (4) ; le noyau de ces algues conserve sa membrane pendant la karyokinèse ; elle ne disparaît qu'au moment de la reconstitution des noyaux-filles. A la prophase, de chaque centrosome, on voit des fibrilles pénétrer progressivement dans la cavité nucléaire qui est remplie à ce moment d'une substance granuleuse : les plus internes, dans le faisceau, se mettent en relation avec les chromosomes ; les autres conservent leur extrémité libre. Swingle admet que ces fibrilles sont les mêmes que celles qui divergent du centrosome dans le cytoplasme, lorsque le noyau est à l'état de repos. Le fuseau ne remplit pas la cavité nucléaire tout entière: dans les gros noyaux, l'espace annulaire souvent

(1) *Cytologische Studien* (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXX, 1897).
(2) Osterhout : *loc. cit.*, 167.
(3) Mottier : *loc. cit.*, p. 178-180.
(4) Swingle : *loc. cit.*, p. 345.

assez large qui s'étend jusqu'à la membrane, est rempli de substance granuleuse.

Ainsi donc, l'origine du fuseau pourrait être cytoplasmique alors même que le noyau conserve sa membrane pendant la karyokinèse : la pénétration se ferait aux deux pôles, à partir des centrosomes.

Ce n'est pas la première fois que l'on fait provenir le fuseau achromatique des sphères attractives : cette idée a été soutenue par Ed. van Beneden, Platner, Boveri. Guignard admet également que dans le *Lilium Martargon*, après disparition de la membrane nucléaire, le cytoplasme s'avance à partir des sphères directrices et sous forme de *stries*, dans la cavité du noyau, occasionnant d'abord un rapprochement des segments chromatiques au centre de la cellule (1).

En dernier lieu, Strasburger, résumant ses propres travaux et ceux de ses élèves, admet que le cytoplasma comprend du protoplasma alvéolaire et du protoplasma filaire (2) : c'est ce dernier qui forme le fuseau.

Signalons enfin la constitution plus compliquée attribuée par Hermann au fuseau achromatique, à la suite de recherches sur les cellules testiculaires de la Salamandre (3). Le fuseau est double : sa partie centrale s'est formée lors du dédoublement des centrosomes, et les filaments s'étendent sans discontinuité d'un pôle à l'autre ; le fuseau périphérique comprend des filaments qui partent de chaque centrosome et vont se fixer sur les chromosomes.

L'étude du noyau des Chlamydomonadinées nous permet de prendre part à la discussion engagée.

(1) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation...*, *loc. cit.*, p. 175.

(2) Strasburger : *Die pfanzlichen Zellhaute* (Jahr. f. wis. Botanik. Bd. XXXI) et *Cytologische Studien* (Id. Bd. XXX).

(3) Hermann : *Beitrag zur Lehre von der Entstehung der Karyokinetischen Spindel* (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII, 1891).

Examinons d'abord quels sont les caractères du cytoplasme qui entoure le noyau *pendant la karyokinèse.*

Le cytoplasme est fréquemment homogène ; il est chromatophile à des degrés variables : il ne présente jamais trace de radiations ou de fibrilles ; nous n'avons jamais du moins réussi à en voir, alors que nous constations sans difficulté aucune la structure filaire du fuseau.

Le cytoplasme peut devenir achromatique comme dans le *Chlamydomonas variabilis* : chez cette dernière espèce, il renfermait de gros globules réfringents que nous avons signalés à la partie descriptive : les mailles du réseau étaient minces sans apparence de fibrilles ; elles entouraient directement le noyau

En résumé, nous ne trouvons pas autour du noyau en division, chez les Chlamydomonadinées, cette différenciation fibrillaire si générale dans les cellules animales et les cellules végétales : le cytoplasme est *homogène* ou *alvéolaire, chromatique* ou *achromatique.*

Quant au nucléoplasme, il est tout d'abord homogène à la prophase, et de plus, fréquemment achromatique ; mais, après la disparition du nucléole, il devient légèrement chromatophile ; avec le picro-carmin et l'hématoxyline, il prend une teinte rougeâtre. Cette propriété qui lui est sans doute communiquée par le nucléole, diminue en général dès la seconde bipartition ; dans les gamétanges des *Chlorogonium*, aux dernières divisions, il nous était impossible de différencier les fuseaux : leur contour restait indistinct ; les chromosomes seuls se coloraient.

Pour étudier l'origine du fuseau, il ne faut pas envisager les cas dans lesquels le cytoplasme entoure directement le noyau et possède d'autre part une chromatophilie égale à celle du nucléoplasme : on peut choisir d'abord ceux dans lesquels les deux protoplasmes ont une sensibilité différente aux réactifs colorants.

Lorsqu'on trouve, comme dans le *Chlamodomonas varia-*

bilis un noyau rempli de nucléoplasme chromatique à tous les stades de la prophase et même avant, alors que le cytoplasme environnant est incolore, il ne saurait y avoir le moindre doute sur l'origine nucléaire du fuseau.

Le cas inverse se produit quelquefois, mais il est moins concluant ; ainsi à la seconde bipartition, dans le *Chlamydomonas Monadina*, le fuseau peut rester incolore, alors que par la double coloration A, le cytoplasme est teinté en rouge.

Certains exemples sont encore plus instructifs que les précédents ; le noyau conserve quelquefois sa membrane jusqu'à un stade assez avancé de la karyokinèse ; il en est ainsi notamment à la première et à la seconde bipartition dans le *Chlorogonium euchlorum*. Le cytoplasme se trouve alors séparé du fuseau par un espace incolore, et il n'adhère souvent à celui-ci qu'aux deux pôles et parfois à l'équateur : sa limite est excessivement nette ; on est amené à conclure que le nucléoplasme et le nucléole ont été utilisés directement dans la constitution du fuseau.

Nous ne voulons pas dire cependant que le nucléoplasme contribue toujours seul à former le fuseau ; si le noyau n'en renferme qu'une quantité insuffisante, le cytoplasme intervient : c'est ce qui explique les divergences nombreuses qui se sont produites sur l'interprétation du phénomène, ainsi que les opinions successives de savants comme Strasburger. Il est bien évident que dans un gamétosporange de *Chlorogonium euchlorum*, le nucléoplasme du premier fuseau n'a pas suffi à la formation des seize fuseaux qui se produisent à la dernière bipartition : le cytoplasme en a fourni la plus grande partie, il s'est donc adapté très rapidement à sa nouvelle fonction.

Selon nous, les fuseaux peuvent donc, selon les cas, provenir du nucléoplasme ou du cytoplasme, ou encore d'un mélange des deux substances.

Le fuseau dans les Chlamydomonadinées n'est point un groupement de fibrilles dans du suc nucléaire : c'est une masse de substance légèrement chromatique ou plus fréquemment achromatique : les stries, à notre sens, ne détruisent pas son homogénéité ; on ne les aperçoit point lorsqu'on réussit par le picro-carmin et l'hématoxyline à obtenir une teinte rougeâtre : elles se voient bien, au contraire, lorsqu'on traite les cellules par la fuchsine acide et l'hématoxyline : elles n'ont point le caractère de fibres composées ou de fibrilles : nous les comparerions assez volontiers aux rides et aux plissements qu'un choc produit à l'intérieur d'un liquide, si nous n'ignorions leur nature exacte et la cause qui les produit. Le nombre de ces stries correspond à peu près au nombre des chromosomes. Nous désignons volontiers avec Strasburger cette modification du protoplasme, sous le nom de plasma filaire : mais nous ne sommes pas bien certain qu'elle corresponde au plasma filaire de Flemming : il y a probablement, comprises sous cette dénomination, des choses de nature très différente.

Dans le *Chlamydomonas Monadina*, nous avons trouvé une fois, de chaque côté de la plaque équatoriale, d'assez gros corpuscules dont nous ignorons la nature : ils étaient constitués par du protoplasme semblable à celui du fuseau, mais ils étaient nettement délimités et entourés par une zone plus claire. On ne saurait les confondre avec des nucléoles.

c) Le groupement des chromosomes en plaque équatoriale se fait lorsque le fuseau est définitivement constitué.

Le cordon chromatique, d'après Flemming, forme d'abord, à la périphérie du fuseau, une couronne festonnée composée d'anses ayant leur sommet tourné vers le centre du fuseau : c'est le stade *étoile* qui succède au stade *peloton*. Les anses qui représentent les chromosomes deviennent indépendantes : chacune a la forme d'un U ou

d'un V dont la pointe s'appuie sur le fuseau, alors que les deux branches divergent à l'extérieur.

Guignard, dans le *Lilium Martagon*, figure les chromosomes sous forme de bâtonnets : ces bâtonnets sont repoussés au centre du noyau par le cytoplasme qui s'avance, à partir des sphères directrices, pour constituer le fuseau ; ces bâtonnets se placent ensuite à l'équateur du fuseau et perpendiculairement à sa surface (1).

Strasburger et Mottie admettent (2) que dans les cellules-mères des grains de pollen et dans le sac embryonnaire, les chromosomes, à la première bipartition, ont la forme d'U ou de V et se comportent à peu près suivant le schéma de Flemming.

Belajeff établit des différences qui seraient en rapport avec la sexualité (3) ; ainsi, dans les noyaux végétatifs, les chromosomes auraient la forme d'anses ; mais dans les cellules-mères des grains de pollen, et dans le sac embryonnaire, à la première bipartition, les chromosomes en bâtonnets seraient accouplés par deux en forme d'X, de V ou d'Y ; à la division suivante, les bâtonnets se sépareraient simplement, d'où une réduction de moitié dans le nombre des chromosomes. Il résulterait de ces observations que le schéma de Flemming ne s'appliquerait qu'aux noyaux végétatifs.

Chez les Chlamydomonadinées, les chromosomes se placent sur un seul plan, dans toute l'épaisseur du fuseau ; ils sont serrés les uns contre les autres, formant une sorte de pavage assez régulier ; à cause de leur petite taille, on les voit sous forme de granulations ou de courts bâtonnets. Il n'en faudrait toutefois pas conclure qu'ils se comportent autrement que ceux des plantes

(1) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation, loc. cit.*, p. 175.
(2) Cytologische Studien : *loc. cit.*
(3) Belajeff : *Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes* (Berichte d. deut. Bot. Gesells. Bd. XVI, 1898).

supérieures et des animaux : en effet, chez le *Chlamydomonas Monadina*, dans un cas très favorable, nous avons vu un des chromosomes nettement recourbé en anse, il occupait le bord de la plaque équatoriale.

Le nombre des chromosomes nous a paru assez constant pour une même espèce.

Le *Chlorogonium euchlorum* possède environ 10 chromosomes.
Le *Phacotus lenticularis* possède environ 6-8 chromosomes
Le *Chlamydomonas Monadina* — 30 —
Le *Chlamydomonas variabilis* — 10 —
Le *Chlamydomonas Dilli* — 10 —
Le *Carteria cordiformis* — 12 —

Toutefois, nous devons ajouter que dans le *Chlorogonium euchlorum*, nous avons cru voir quelques légères différences entre les sporanges et les gamétosporanges : dans les premiers, il nous arrivait de ne pouvoir compter que huit chromosomes à la plaque équatoriale, alors que nous en trouvions souvent une douzaine aux noyaux des gamétosporanges.

Ces variations sont faibles si on les compare à celles qui ont été signalées par Henri Dixon dans le *Lilium longiflorum*, où le nombre des chromosomes oscille de 16 à 32 pour les mêmes tissus (1).

B) ANAPHASE (2).

L'anaphase comprend : *a) Séparation des chromosomes* ; *b) Disparition du fuseau* ; *c) Reconstitution des noyaux-filles*.

(1) H. Dixon : *On the chromosomes of* Lilium longiflorum (Proc. of the R. Irish Acad. sc., v. III, 1896, p. 707-720).

(2) Nous laissons de côté le terme de métaphase qui ne semble correspondre à rien de précis.

a) *La séparation des chromosomes* est précédée par une division de ces éléments qui a pour but de maintenir leur nombre constant d'un noyau à l'autre ; cette division est longitudinale, ainsi qu'il résulte des observations de Flemming (1878), Retzius (1881), Guignard (1883), Heuser (1884), Van Beneden (1884), Rabl (1884). Le dédoublement longitudinal des chromosomes se produit à un moment variable de la prophase ; il est souvent difficile d'en déterminer le début : on admet que les granulations chromatiques du cordon, disposées d'abord en une série unique, grossissent et se dédoublent en deux séries parallèles ; de la sorte, la chromatine se trouve répartie régulièrement entre les deux segments chromatiques.

Chez les Chlamydomonadinées, nous n'avons remarqué aucune trace de division des chromosomes, avant le stade de la plaque équatoriale : chaque chromosome est trop petit pour qu'on puisse se rendre compte par l'observation directe de son mode de dédoublement : on voit simplement la plaque équatoriale se séparer en deux nouvelles plaques qui s'éloignent l'une de l'autre.

La nature du mouvement qui conduit les chromosomes aux pôles du fuseau est loin d'être élucidée.

Les uns, avec Van Beneden, Boveri, O. Hertwig, Rabl, etc., admettent que les chromosomes sont attirés aux pôles du fuseau par une traction des filaments achromatiques.

Cette idée est certainement très séduisante : elle a été adoptée dans l'étude des cellules végétales par Belajeff, Mottier. Ce dernier distingue, dans le fuseau, les filaments *tracteurs* qui partent de chaque pôle et vont s'insérer sur les chromosomes et les filaments *conducteurs* qui s'étendent d'un pôle à l'autre : il en existe encore d'autres qui partent de chaque pôle et se terminent librement au

niveau de la plaque équatoriale. Les filaments tracteurs sont composés d'un faisceau de fibrilles (1).

Les objections à cette manière de voir ne manquent pas cependant ; le trajet de ces filaments tracteurs devrait être droit et non curviligne : leur raccourcissement devrait correspondre à un épaississement qui n'a jamais été observé ; le changement du fuseau en tonnelet ne s'explique pas davantage.

Si nous considérons plus spécialement les Chlamydomonadinées, nous constatons que les pointes du fuseau, au stade de la plaque équatoriale, sont très effilées et qu'elles viennent fréquemment s'appuyer à la surface du corps. Le fuseau est nettement délimité ; ce n'est point un espace vacuolaire traversé par des fibrilles : l'ensemble est formé par du protoplasme homogène dans lequel on observe des striations dont le nombre correspond à peu près à celui des chromosomes. Les deux plaques formées par les chromosomes se déplacent en sens inverse, tout en continuant à rester parallèles : elles ne diminuent pas sensiblement de diamètre, d'où l'aspect tonnelet si marqué, par exemple, dans le *Chlamydomonas Monadina ;* le protoplasma du fuseau conserve ses caractères entre les deux plaques ; les fibrilles connectives ressemblent aux stries que l'on trouve au stade de la plaque équatoriale. S'il existait réellement des filaments tracteurs, il semble que le diamètre des plaques devrait diminuer en s'approchant des pôles, sans modifier la forme du fuseau en son milieu ; de plus, avec une trentaine de chromosomes très rapprochés, il faut supposer autant de filaments tracteurs s'insérant juste à l'endroit voulu, se contractant tous en même temps et d'égale façon et disparaissant ensuite sans laisser de trace jusqu'à une

(1) David Mottier : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwikelung des Embryosaks* (Jahrb. f. wissensch Botanik, Bd. XXXI, p. 130).

nouvelle division. Comment se fait-il que, malgré les modifications dans le nombre des chromosomes, ces derniers aient toujours à point leur élément de traction ? il faut donc supposer à ces éléments une individualité qui complique singulièrement la notion de la cellule.

On doit à Strasburger une autre explication du mouvement des chromosomes ; d'après lui, les segments chromatiques se déplacent en glissant sur les filaments ; ils sont attirés par une force chimiotactique provenant des sphères attractives. Häcker a même cru constater un changement dans les centrosomes à ce moment ; de compacts qu'ils étaient, ils deviennent vésiculeux et laissent diffuser autour d'eux un liquide colorable qui serait l'agent de cette attraction chimique. Henneguy (1) partage l'opinion de Strasburger, et Gallardo essaie de lui donner une forme plus précise (2).

« Les centrosomes sont les centres de force correspondant à une force newtonienne de nature indéterminée ; ils sont de même potentiel, ce que démontre la position équatoriale et équidistante des centres de la zone neutre où se disposent les chromosomes avant leur division. La marche en directions opposées suivies par les anses jumelles indique nettement le signe contraire des forces qui les attirent. Le faisceau nucléaire et les radiations constituant l'amphiaster sont l'extériorisation des lignes de force du champ de force produit par les deux centrosomes. »

Sans vouloir en aucune façon diminuer le mérite de ces théories, nous devons à la vérité de dire qu'elles nous paraissent actuellement aussi peu vraisemblables l'une que

(1) Henneguy : *Loc. cit.*, p. 360.

(2) Gallardo : *Essai d'interprétation des figures karyokinétiques* (Ann. d. Mus. Nac. d. Buenos-Aires, V, 1896, p. 11-22). — *La Carioquinesis* (Ann. d. l. soc. Cientif. Argentina, XLII, 1896, p. 5-34). — Analyse de Matruchot : Revue générale de Botanique, t. X, 1898, p. 492.

l'autre : lorsqu'une Vampyrelle ou une amibe se divisent, chaque moitié tire en sens inverse de l'autre, jusqu'à complète séparation ; on n'a cependant pas à faire intervenir venant de l'*extérieur* une force chimiotactique ou des filaments tracteurs. Cette division résulte de l'activité propre des individus.

Il nous semble qu'il en est de même des chromosomes ; voilà des éléments auxquels on attribue un rôle important dans la cellule : on n'hésite pas à leur confier la transmission des propriétés héréditaires : on les voit disparaître pour réapparaître ensuite ; ils s'allongent, se raccourcissent, se pelotonnent ou se déroulent, se dédoublent, se segmentent ; faut-il donc nécessairement faire intervenir des forces externes de nature mécanique ou chimique, pour toutes ces modifications, et cela exclusivement ? A tout prendre, l'action chimique serait plus acceptable, parce que l'action mécanique suppose un moteur dont l'existence et le fonctionnement entraînent de nouvelles complications.

Nous trouvons plus naturel, tant que la question ne sera pas plus avancée, d'admettre provisoirement que les chromosomes se séparent, comme les deux moitiés d'une amibe, en vertu d'une activité qui leur est propre.

Lorsque les chromosomes se rapprochent des pôles du fuseau, nous avons remarqué qu'ils s'unissent parfois en une sorte de calotte ou de croissant d'aspect homogène ; nous ne saurions dire s'il faut voir là une véritable coalescence du genre de celle que l'on observe pour les chromosomes des anthérozoïdes ou s'il s'agit simplement d'un effet dû aux réactifs.

b) La disparition du fuseau commence au moment où les chromosomes se groupent à chaque pôle pour reconstituer les noyaux-filles ; déjà, à ce niveau, les fibrilles ont disparu ; les filaments connectifs du tonnelet persistent plus longtemps.

Strasburger a montré que la formation de la membrane était en rapport avec ces filaments, lorsque la cellule se divise en même temps que le noyau. Le nombre de ces fibrilles augmente probablement par division : elles se renflent à l'équateur ; l'ensemble de ces nodosités constitue la plaque cellulaire ; comme elles arrivent à se toucher latéralement, la plaque cellulaire devient continue (1). On a observé quelque chose d'analogue chez les animaux, sous une forme plus rudimentaire (Flemming, Henneguy).

Nous avons vainement cherché, dans les Chlamydomonadinées, la plaque cellulaire ou quelque chose d'analogue ; son absence nous permet de comprendre pourquoi les divisions du noyau ne correspondent pas toujours aux bipartitions de la cellule. D'ailleurs les cellules des divers genres renferment un gros chloroleucite, et la place manque pour une plaque cellulaire normale ; des cloisons plus ou moins épaisses de cytoplasme traversent le chloroleucite à l'endroit où doivent s'effectuer les bipartitions ; si la substance du fuseau intervient, ce n'est que d'une façon détournée, que l'observation directe ne peut mettre en évidence.

En résumé, le protoplasme du fuseau semble se diviser en deux parties : l'une continue à entourer les chromosomes à la reconstitution des noyaux-filles ; l'autre se mélange au cytoplasme. Il est possible que cette dernière, à cause de son homogénéité, soit employée plus spécialement à la formation des flagellums, de l'ectoplasme et même de la membrane.

Nous ne pouvons donner d'ailleurs qu'une seule observation à l'appui de cette manière de voir. Dans les gamétosporanges du *Chlorogonium euchlorum*, les bipartitions de la cellule ne se font que très tardivement ; on peut

(1) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhaute* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, 1898, p. 511).

croire que ce retard a pour but de ménager la réserve de protoplasma homogène destinée à la formation des seize fuseaux nucléaires.

c) *La reconstitution des noyaux-filles* ne nous arrêtera pas longtemps ; les phénomènes que l'on observe à ce stade rappellent tout à fait ceux qui ont lieu à la prophase, lors de la différenciation des chromosomes : mais ils se produisent en sens inverse.

Les chromosomes groupés aux pôles du fuseau s'étirent en fils : ces fils se contournent en peloton, et il est impossible de dire s'ils s'unissent par la suite en un filament unique ou s'ils conservent leur individualité.

Pendant ce temps, une membrane nucléaire se forme ; le protoplasme du fuseau qui accompagnait les chromosomes, se condense au centre du noyau en un nucléole qui grossit peu à peu ; on observe parfois deux petits nucléoles.

Les chromosomes ont disparu en tant qu'éléments figurés discernables : les noyaux reprennent la structure de l'état de repos, décrite précédemment.

La karyokinèse, telle qu'on la comprend actuellement, est un phénomène complexe dont il est impossible de saisir la différenciation évolutive ; l'exposé qui précède montre que l'accord n'a pu se faire jusqu'ici, ni sur les causes de la division indirecte, ni sur son mécanisme, ni sur la nature des éléments figurés qui l'accompagnent.

Cette constatation nous justifiera d'avoir tenté une explication de la karyokinèse, comme suite à notre conception de la structure du cytoplasme et du noyau.

Essai sur la Karyokinèse.

Le protoplasma d'une cellule comprend le *cytoplasme* et le *nucléoplasme* ; ce dernier renferme les *chromosomes*.

Dans le cytoplasme d'une cellule, on peut observer des différenciations d'éléments ayant pour rôle une fonction

déterminée : c'est ainsi que dans une cellule à chlorophylle, on observe des *leucites verts* ou *chloroleucites* qui sont chargés de la nutrition holophytique. De même, pour la karyokinèse, il se produit une différenciation du protoplasme à laquelle on peut donner le nom de *leucite de division* ou clasileucite (1).

Cette assimilation va nous permettre de comprendre mieux les différences que peuvent présenter les clasileucites entre eux.

A) Nature des clasileucites.— On sait que les chloroleucites peuvent être dépourvus de tout élément figuré : il en est de même des clasileucites qui sont alors réduits au fuseau nucléaire.

Les chloroleucites possèdent souvent des corpuscules spéciaux ou pyrénoïdes qui sont susceptibles de se multiplier par *division* ou par *nouvelle formation* et qui peuvent disparaître momentanément.

Les clasileucites comprennent aussi assez souvent des éléments figurés ; ils occupent les deux pôles du fuseau et présentent un degré de complication variable ; nous désignerons la sphère achromatique sous le nom de *centrosphère* et le corpuscule colorable qu'elle renferme sous le nom de *centrosome* : ce dernier, qui est en général très petit, arrive dans certains cas à remplir la centrosphère : la centrosphère ou le centrosome sont fréquemment entourés de radiations qui s'étendent dans le cytoplasme et dans le fuseau. Comme les pyrénoïdes d'un chloroleucite, ces éléments peuvent se multiplier par division ou par nouvelle formation ; ils peuvent également disparaître momentanément du clasileucite.

Il nous semble donc qu'il n'y a pas lieu de s'obstiner à vouloir attribuer au clasileucite une structure identique dans tous les cas ; la seule partie indispensable est le

(1) De κλασις, action de diviser.

fuseau nucléaire ; il est vrai qu'il faut enlever du même coup aux centrosomes, centrosphères et radiations, tout rôle prépondérant dans la karyokinèse ; le seul fait que leur absence n'empêche nullement les phénomènes de la karyokinèse de se produire normalement, est de nature à justifier cette opinion.

Nous considérons le clasileucite comme un organe destiné à permettre le cheminement régulier des chromosomes vers chaque pôle ; c'est simplement une piste, un terrain de course, sur lequel évolueront les chromosomes, en vertu d'une force qui leur est propre.

Au début, chez les organismes inférieurs, c'est le nucléoplasme qui seul s'en différencie ; Schewiakoff l'a montré pour l'*Euglypha* (1) et Hertwig pour plusieurs infusoires et Actinosphères : nous-même, après Schaudin (2), l'avons constaté dans une amibe.

Le même fait se retrouve dans les globules polaires de l'*Ascaris*, dans les noyaux de certains mollusques, *Pterotrachea*, *Phyllirhoë* (3).

En général, cependant, la différenciation s'est étendue au cytoplasme ; parfois même, l'action de ce dernier a paru prépondérante.

Cela importe assez peu, puisque nous regardons le nucléoplasme et le cytoplasme comme une seule et même substance vivante, ayant des propriétés générales identiques, et pouvant se suppléer l'une l'autre.

Le clasileucite est donc constitué soit par du nucléoplasme, soit par du cytoplasme ; il résulte aussi souvent d'un mélange de ces deux substances.

Le fuseau est la seule partie essentielle du clasi-

(1) Schewiakoff : *Ueber die Karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata* (Morph. Jahr., Bd. XIII, 1888).

(2) Schaudin : *Ueber die Theilung von Amoeba binucleata* (Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr., Berlin, 1895).

(3) O. Hertwig : *La cellule, loc. cit.*, p. 592.

leucite ; les centrosomes et les centrosphères sont, sans doute, au même titre que les pyrénoïdes des chloroleucites, des réserves ou des dépôts de protoplasma vivant qui peuvent être utilisés par le leucite de division ; les radiations qui en partent ne sont point caractéristiques du clasileucite. En étudiant la karyokinèse chez une amibe, nous avons rencontré assez fréquemment des radiations semblables autour du noyau à l'état de repos ; Furst en a vu également autour des globules polaires de l'*Ascaris lumbricoïdes* (1) ; les radiations ne représentent donc point nécessairement l'expression de forces attractives ou répulsives spéciales à la karyokinèse.

B) Division et séparation des chromosomes. — Les chromosomes, dans le noyau à l'état de repos, pour une raison que nous ne connaissons pas, s'allongent en filaments minces qui se contournent et s'entremêlent au milieu du nucléoplasme ; pour que les noyaux-filles soient, après la division, semblables à celui de la cellule-mère, il faut que chaque chromosome se divise en deux moitiés égales et que chacune des moitiés se rende ensuite dans un noyau différent. Cela est évidemment impossible, avec la disposition entremêlée ; il faut, au préalable, que les chromosomes se dégagent, deviennent libres : ils se raccourcissent, d'où le stade *peloton* ; ils prennent la forme d'anses, de bâtonnets ou de simples granulations ; la forme en U ou en V est un moyen pour les chromosomes de conserver une longueur assez grande tout en n'exigeant pas de trop grandes dimensions pour le leucite de division.

Le but ne serait pas atteint néanmoins si ces bâtonnets ou ces anses restaient mélangés ; il y aurait des rencontres fâcheuses dans la route en sens inverse que chacun des nouveaux chromosomes doit parcourir ; il est

(1) Furst : *Loc. cit.*, p. 130.

donc nécessaire qu'ils soient au départ sur un même plan ; d'où le stade de la *plaque équatoriale.*

N'oublions pas qu'ici, comme dans l'évolution des organes et des individus, la sélection naturelle et l'hérédité peuvent entrer en jeu pour produire et conserver les dispositions favorables à un but déterminé.

Les changements de forme que présentent les chromosomes pendant l'anaphase, résultent d'une *activité propre* de ces éléments ; pour leur évolution ultérieure dans le clasileucite, il nous semble naturel de faire intervenir cette même activité.

Nous admettons donc, tout au moins provisoirement, que les chromosomes se séparent après leur division comme les deux moitiés d'une amibe ; ils se dirigent en sens contraire dans le clasileucite sans que celui-ci ait une action directe sur le mouvement ; son rôle est de favoriser ce mouvement en offrant aux chromosomes un chemin dépourvu d'obstacles. Ce qui nous semble montrer l'activité propre des segments chromatiques, c'est que, dans leur marche commune, ils suivent des trajets à peu près parallèles, d'où la forme tonnelet du fuseau : s'ils étaient mus par des filaments tracteurs, ils suivraient une direction conforme à l'angle du fuseau.

L'existence d'une attraction chimiotactique ou magnétique aux pôles du fuseau est contestable ; remarquons d'ailleurs que, seule, elle ne suffirait pas à expliquer la répartition mathématique des chromosomes en deux groupes égaux ; il faudrait qu'elle commençât juste au moment voulu, c'est-à-dire au stade de la plaque équatoriale, et qu'elle n'eût d'action que sur les chromosomes tournés de son côté ; ce sont là des conditions presque impossibles à remplir, la moindre différence d'attraction aux deux pôles pouvant tout compromettre.

Nous n'ignorons pas les remarquables résultats auxquels on est arrivé dans le déterminisme des mouve-

ments (1). Nous savons, grâce aux belles expériences de Pfeffer (2), l'attraction qu'exerce l'acide malique sur les spermatozoïdes des Fougères et l'action de l'oxygène sur beaucoup d'organismes; *à priori*, il n'est donc pas impossible qu'aux pôles du fuseau existe une substance chimiotactique ; mais, à notre avis, seule elle serait impuissante à départager les chromosomes et à produire leur séparation ; nous ne voyons même pas la nécessité de la faire intervenir pour une période limitée de la karyokinèse, alors que pour les autres mouvements et changements de forme des chromosomes qui se produisent, à la prophase et à l'anaphase, il ne saurait en être question.

C) Disparition du clasileucite. — Le clasileucite disparaît à la fin de la division, lorsque son rôle est devenu inutile; sa substance est utilisée d'une façon qui est encore loin d'être connue dans tous ses détails. Une partie reste autour des chromosomes dans le nouveau noyau; c'est elle qui se condense bientôt en un nucléole; une autre partie se mélange au cytoplasme; il est assez vraisemblable de penser qu'à cause de ses propriétés spéciales, elle est plus particulièrement employée dans la formation des flagellums, des membranes, de l'ectoplasme, etc. Les centrosphères et les centrosomes, lorsqu'ils existent, semblent pouvoir quelquefois persister dans l'intervalle de deux divisions : en général, ils se trouvent situés alors dans le cytoplasme, mais on les a signalés également dans le noyau (3); il est alors assez difficile de les distinguer des nucléoles.

Il n'est donc pas étonnant qu'on ait cherché à faire

(1) Consulter Verworn : *Allgemeine Physiologie*, 2e édition, Iéna, 1897, p. 433.

(2) W. Pfeffer : *Locomotorische Richtungsbew* (Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884 ; — Id. Bd. II).

(3) G. Karsten : *Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum* (Berichte der deutsch. Bot. Gesellesch., 1893).

dériver nucléoles et centrosomes les uns des autres, sans d'ailleurs y parvenir d'une manière certaine, ainsi qu'on peut le constater avec Brauer (1), Guignard (2) et Humphrey (3)

D) *Formation du clasileucite.* — La formation du clasileucite est loin d'être uniforme ; si les éléments figurés, centrosomes et centrosphères, ont persisté, ils se placent aux extrémités d'un même diamètre, et c'est à partir de ces points que commence la différenciation du clasileucite.

Lorsqu'ils n'existent pas, la différenciation peut commencer en de nombreux points à la fois : il en résulte des figures multipolaires : les divers centres se rapprochent ensuite pour constituer le fuseau bipolaire.

L'utilisation de la substance nucléolaire se fait toujours de bonne heure, et il semble qu'assez généralement les premières modifications qui apparaissent dans le nucléole correspondent étroitement au début de la différenciation du clasileucite.

Parfois même, en l'absence de centrosomes, c'est le nucléole qui semble jouer le rôle principal : la formation que B. Rawitz, par exemple, désigne sous le nom de sphère attractive, dans un travail tout récent (4), est pour nous simplement un nucléole ; cette confusion a dû se produire fréquemment.

E) *L'évolution du clasileucite.* — Nous ne connaissons pas encore suffisamment la karyokinèse dans les organismes inférieurs pour comprendre tous les stades de

(1) A. Brauer : *Zur Kenntniss der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala* (Arch. f. mikr. Anat., t. XLII, p. 198).

(2) Guignard : *Sur l'origine des sphères directrices* (Journal de Bot., t. VIII, 1894, p. 241).

(3) Humphrey : *Nucleolen und Centrosomen* (Berich. d. deutsche. Bot. Gesellsch. 1894).

(4) B. Rawitz : *Untersuchungen über Zelltheilung*. II (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 53, 1898, p. 19-62).

l'évolution du clasileucite. Cependant, ce que nous savons permet déjà de répondre à certaines questions.

Le clasileucite, dans les êtres primitifs, n'est qu'une adaptation du noyau lui-même à sa nouvelle fonction : le nucléole se dissout dans le nucléoplasme et celui-ci reste toujours nettement délimité du cytoplasme. Dans l'amibe que nous avons étudiée, le fuseau au stade de la plaque équatoriale était encore peu allongé ; son contour était simplement elliptique. Mais, à l'anaphase, les deux groupes de chromosomes s'éloignent beaucoup l'un de l'autre en sens contraire ; le tonnelet devient très long ; les chromosomes continuent à rester réunis par une travée droite ou légèrement courbe dont la longueur atteint plus des 2/3 du diamètre de la cellule ; puis la rupture se fait et la substance du clasileucite n'est plus apparente qu'au voisinage des chromosomes. L'amibe est déjà à ce moment échancrée profondément en son milieu. La karyokinèse n'est ici, en réalité, qu'une division directe dans laquelle les chromosomes se séparent en deux groupes après s'être segmentés ; cette transition nous montre que le clasileucite n'a été tout d'abord qu'une simple modification de la substance nucléaire.

Ceci explique pourquoi certains auteurs en sont arrivés à comparer le noyau des Protozoaires et les globules polaires à un centrosome renfermant les chromosomes (1). Cette idée n'était pas sans avoir quelque chose de vrai, ce que nous exprimerons en disant qu'à l'origine, le clasileucite n'était qu'une différenciation du nucléoplasme ; plus tard, d'autres éléments sont intervenus dont le rôle ne saurait être essentiel, puisqu'en leur absence la segmentation des chromosomes et leur séparation en deux groupes se produit néanmoins.

Le nucléole seul, qui se montre dès l'origine, a une

(1) Consulter Furst : *Loc. cit.*, p. 129-130.

importance capitale dans la formation du clasileucite : il suffit pour s'en convaincre de considérer la karyokinèse chez les Euglènes.

Elle a été décrite d'abord par Blochmann qui a vu le gros nucléole du noyau s'allonger en biscuit, s'étirer et se séparer en son milieu (1) ; les chromosomes s'allongent eux-mêmes et se disposent en deux groupes autour des deux nucléoles-filles ; Blochmann incline à considérer ce nucléole, à cause de sa situation, comme analogue au fuseau central d'Hermann. Keuten, qui a étudié cette division à nouveau, désigne cette formation sous le nom de nucléole-centrosome (2).

Nous avons suivi cette division dans l'*Euglena sanguinea* où elle est beaucoup plus intéressante encore. Le nucléole, dans cette espèce, est très gros ; en s'allongeant, il se fragmente en un nombre variable de bâtonnets ou de filaments parallèles qui restent distincts sur toute ou partie de la longueur; l'axe de division formé par ce nucléole est souvent très long ; les filaments nucléolaires, à n'en pas douter, commandent la division ; leur ensemble peut être comparé à un fuseau dans lequel n'interviendrait pas le nucléoplasme. Chez l'Euglène, le nucléoplasme continue d'englober les chromosomes qui sont très nombreux. Ainsi, dans ce genre, le nucléole est un élément vivant qui, à un certain moment, provoque la division du noyau; on peut s'en rendre compte parce qu'il ne cesse pas d'être visible pendant la karyokinèse. Il est assez naturel de supposer, on en conviendra, que dans les fuseaux achromatiques ordinaires, la substance du nucléole joue un rôle analogue, bien qu'elle se mélange intimement à du nucléoplasme ou à du cytoplasme.

(1) Blochmann : *Ueber die Kerntheilung bei Euglena* (Biol. Centralbl. Bd. XIV, 1894).

(2) Jacob Keuten : *Die Kerntheilung von Euglena viridis* (Zeitschrift. f. wiss. Zoologie. Bd. 60, 1895, p. 215-233).

L'étude de la division du noyau dans les Euglènes, sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir plus longuement, nous a confirmé encore dans l'idée que la séparation des chromosomes n'exigeait ni filaments tracteurs, ni action chimiotactique.

Cet essai sur la karyokinèse permet de concilier, dans une certaine mesure, les résultats d'observation fournis par les nombreux auteurs qui se sont occupés de la division du noyau ; il permet d'appliquer à cette division les lois qui ont présidé à l'évolution des organes et des individus.

CHAPITRE III

LA REPRODUCTION DE LA CELLULE

La reproduction est asexuelle ou sexuelle : nous examinerons séparément l'une et l'autre.

1° LA REPRODUCTION ASEXUELLE.

La reproduction asexuelle est, chez les Chlamydomonadinées, une multiplication par spores, et la cellule-mère qui les produit est un sporange.

Dans ces Algues unicellulaires, le sporophyte, c'est-à-dire l'individu végétatif, est unicellulaire et se transforme directement en sporange. Chez la plupart des plantes, le sporophyte est au contraire pluricellulaire, et certaines cellules seules produisent les sporanges ; il n'existe alors aucune difficulté pour séparer le stade végétatif du stade reproducteur ; à partir de l'organisme unicellulaire, les premières divisions donnent naissance à des cellules qui restent réunies et s'agencent de diverses façons pour former le sporophyte propre à l'espèce ; elles n'ont aucun rapport avec la reproduction : plus tard seulement, d'autres divisions se montrent dans des organes spéciaux du sporophyte et sont des divisions dépendant de la reproduction.

Une distinction aussi tranchée n'existe pas chez les Chlamydomonadinées ; toutefois, il y a lieu d'être réservé : et il ne faut pas affirmer trop vite que le développement de ces algues ne renferme rien de comparable à celui des sporophytes pluricellulaires. Dans certaines algues, pres-

que *toutes les cellules* sont susceptibles de se transformer en sporanges ; certaines seules se détruisent et disparaissent : plus le degré de différenciation du sphorophyte est élevé, plus le nombre des cellules mortelles augmente.

Or, il n'est pas absolument certain que, chez les Chlamydomonadinées, *toutes* les cellules soient nécessairement capables de se transformer en sporanges.

Nous avons fait remarquer à la partie descriptive, p. 100-102, que, dans certaines cellules du *Chlorogonium euchlorum*, la division du noyau était directe : il n'est pas douteux que, dans les cellules d'un sporophyte ordinaire, ce mode de division est une marque de sénilité. D'autre part, comme nous l'avons dit, certains auteurs admettent une division directe régénérative, précédant la naissance des cellules-mères séminales. Il ne nous a pas été possible de nous prononcer d'une manière certaine dans un sens ou dans l'autre, mais la question est posée pour les organismes unicellulaires : elle est assez importante pour attirer maintenant d'une manière particulière l'attention des observateurs.

Il sera bien intéressant, par exemple, d'étudier à ce point de vue les Volvocinéés : dans la plupart des genres (*Gonium*, *Pandorina*, etc.), toutes les cellules sont capables de fournir de nouvelles colonies ; or, dans les *Volvox*, il n'en est plus de même ; quelques-unes seulement se transforment en colonies-filles, ou en gamètes. Ne serait-ce point que les dernières divisions des noyaux, à la formation définitive des colonies, présenteraient des différences ; que les unes auraient lieu par karyokinèse et les autres par division directe ?

Nous livrons cette appréciation à nos collègues en algologie, craignant de manquer du temps nécessaire et des matériaux d'étude indispensables pour mener nous-même à bien cette vérification.

Chez les Chlamydomonadinées, la division du noyau se

fait normalement par karyokinèse ; le nombre des spores formées dans chaque sporange est rarement de deux, plus souvent de quatre, quelquefois de huit, assez exceptionnellement de seize ou davantage.

Le sèns des cloisonnements successifs ne saurait servir, dans un genre déterminé, à établir un groupement d'espèces ; il est soumis, en effet, à des variations qui dépendent de la situation des fuseaux ; ceux-ci sont souvent placés dans un espace restreint et ils prennent, comme nous l'avons vu, des positions assez différentes. La première division seule a de la fixité ; elle est perpendiculaire à l'axe dans le *Chlorogonium euchlorum*, dans le *Chlamydomonas Dilli*, le *Chl. variabilis*, etc. ; elle est parallèle à l'axe dans le *Phacotus lenticularis*, le *Chlamydomonas Monadina*, le *Carteria cordiformis*, etc.

La cellule qui se transforme en sporange, peut continuer à se mouvoir pendant la formation des zoospores, comme dans le *Chlorogonium euchlorum* ; plus souvent, elle perd ses flagellums et passe à l'état de repos, comme dans le *Chlamydomonas Dilli*, et le *Chl. variabilis*.

Il ne faut pas confondre ces sporanges immobiles avec des colonies palmelloïdes ; dans ces dernières, les cellules elles-mêmes sont inactives et dépourvues de flagellums ; elles végètent et se reproduisent au milieu d'une substance gélatineuse qu'elles sécrètent en plus ou moins grande abondance. Nous avons rencontré de belles colonies palmelloïdes dans le *Phacotus lenticularis* et le *Chlamydomonas Dilli*.

La bipartition de la cellule suit d'assez près la division du noyau ; la limite de séparation est d'abord indiquée par une lame de cytoplasme homogène, à laquelle succède ensuite une cloison incolore qui se dédouble ; cette séparation n'est pas toujours terminée à la seconde mitose; dans le *Phacotus lenticularis*, les bipartitions de la cellule sont souvent très en retard sur les divisions du noyau.

L'orientation des zoospores, dans le sporange, a pu être déterminée pour plusieurs espèces ; le *Chlamydomonas Dilli* est particulièrement favorable à ce genre d'observation à cause de la disposition de son cytoplasme. Nous avons constaté que, dans un sporange à deux zoospores, ces zoospores sont, selon les cas, tournées du même côté, ou orientées en sens inverse ; il en est de même lorsque le sporange renferme quatre zoospores : dans chaque couple, l'orientation varie de la même manière. Nos dessins du *Chlamydomonas Monadina* représentent fréquemment les zoospores de chaque couple ayant leur avant du même côté ; dans le *Carteria cordiformis*, au contraire, les zoospores sont orientées en sens inverse.

La structure des zoospores, au moment de leur formation, est souvent très différente de ce qu'elle devient dans la cellule adulte ; les rapports du cytoplasme et du chloroleucite se modifient. Pour s'en rendre compte, il suffit de se reporter à la description du *Chlamydomonas Monadina* et du *Carteria multifilis* ; on y verra que les jeunes zoospores, au moment de la séparation, ont leur cytoplasme disposé latéralement en bande pariétale, alors que, plus tard, il se trouve dans une chambre axiale limitée par le choroleucite.

Chez les Briophytes et les plantes vasculaires, la formation des spores, dans la cellule-mère, est accompagnée d'une division réductrice : le nombre des chromosomes diminue de moitié. Chez les Chlamydomonadinées, on n'observe aucun changement dans le nombre des chromosomes : il reste constant, ou à peu près, pour une même espèce, au cours des diverses générations asexuelles qui se succèdent.

2° LA REPRODUCTION SEXUELLE.

La reproduction sexuelle, chez les Chlamydomonadinées, consiste dans la copulation de deux zoospores sexuées

ou gamètes; ces gamètes sont formés dans des gamétosporanges.

A) Caractères des gamétosporanges.

Les gamétosporanges ressemblent extérieurement aux sporanges ordinaires de l'espèce; l'étude de la structure nous a cependant permis de les distinguer les uns des autres, dans le genre *Chlorogonium.*

La disposition du cytoplasme, dans les gamétosporanges, diffère un peu de celle qui existe dans les sporanges ordinaires; les trabécules sont beaucoup plus nombreux : ils divisent le chloroleucite en îlots renfermant un ou plusieurs pyrénoïdes.

Les sporanges ordinaires du *Chlorogonium euchlorum* n'ont pas en général de grains de chromatine; le cytoplasme des gamétosporanges en est rempli : ces granules qui sont fuchsinophiles, comme nous le savons, constituent sans doute une réserve destinée aux nombreuses divisions nucléaires : on les voit disparaître, en effet, aux derniers stades de la formation des gamètes : ceux-ci en sont complètement dépourvus.

Dans les sporanges, la bipartition de la cellule suit d'assez près la division du noyau ; dans les gamétosporanges, en général, le noyau se divise d'abord plusieurs fois de suite et le protoplasme ne se fragmente qu'à la fin. Si l'on admet qu'une partie de la substance du clasileucite est utilisée pour l'ectoplasme et la membrane, ce retard dans la bipartition de la cellule s'explique : le clasileucite primitif fait place à deux, quatre, huit, seize nouveaux clasileucites ; leur volume total est bien supérieur à celui du début ; il a donc fallu que le plasma filaire du fuseau, au lieu d'être utilisé partiellement à chaque division nucléaire pour l'ectoplasme et la membrane, fasse au contraire des emprunts importants au cytoplasme ;

malgré cela, sa quantité reste encore insuffisante à fournir des membranes aux gamètes : ceux-ci sont nus.

Les gamètes ne possèdent qu'un pyrénoïde, alors que les zoospores ordinaires en ont plusieurs ; ils sont donc revenus à la structure du type primitif des Chlamydomonadinées qui s'est conservé dans la plupart des genres et ne comporte qu'un pyrénoïde dans le chloroleucite.

Il est même remarquable de voir que ces gamètes se montrent avec une forme variable : ils sont sphériques dans certaines cultures, fusiformes dans d'autres. Lorsqu'ils sont sphériques, le chloroleucite est recourbé en croissant et limite ainsi une chambre renfermant le cytoplasme, ce qui rappelle la structure de certains *Chlamydomonas ;* lorsque les gamètes sont fusiformes, le cytoplasme reste disposé en bande pariétale, comme dans les zoospores ordinaires. Ce simple fait montre comment les deux types principaux de structure que l'on trouve chez les Chlamydomonadinées, ont pu prendre naissance aux dépens d'une forme ancestrale unique, semblable aux *Chlorogonium.*

Toutes les divisions du noyau, dans les gamétosporanges, ont lieu par karyokinèse; le premier fuseau est parallèle à l'axe, mais dès le stade 3, la direction des fuseaux est quelconque, au moins en apparence : il est certain du moins que cette direction est variable, puisque le groupement des zoospores dans un gamétosporange n'est pas toujours le même (fig. 6, p. 103).

B) Mode d'union des gamètes.

On peut distinguer deux cas principaux : a) *les gamètes sont nus* ; b) *les gamètes sont pourvus d'une membrane.*

Dans le mode de formation de l'œuf, on dit qu'il y a *isogamie*, lorsque les gamètes se ressemblent et se comportent de la même manière, lors de la fusion ; on dit

qu'il y a *hétérogamie*, lorsque les deux gamètes sont dissemblables de forme ou se comportent d'une manière différente lors de la fusion.

a) *Lorsque les gamètes sont nus*, on peut rencontrer l'isogamie et l'hétérogamie associées dans une même espèce, ainsi que le prouvent nos observations sur le *Chlorogonium euchlorum*; nous avons vu, en effet, que l'union peut se faire entre des gamètes globuleux et des gamètes fusiformes; plus souvent, les deux gamètes sont fusiformes: la copulation est assez rare entre gamètes globuleux (fig. 6, p. 103).

Qu'il y ait isogamie ou hétérogamie, l'union des deux cellules sexuelles a toujours lieu à peu près de la même façon: les deux gamètes se prennent par leurs flagellums en se plaçant perpendiculairement l'un à l'autre, ou en faisant ensemble un angle aigu; dans le premier cas, la fusion s'opère par raccourcissement de l'axe: dans le second cas, la fusion débute au niveau des flagellums et elle s'étend progressivement jusqu'à la partie postérieure des gamètes.

La durée du phénomène est excessivement variable; parfois, il n'exige que quelques minutes; d'autre part, il n'est pas rare de voir les deux gamètes, unis par leurs flagellums, continuer à se balancer, pendant une demiheure ou une heure, avant d'effectuer leur union.

Les flagellums disparaissent; les deux cytoplasmes se fusionnent; il en est de même des deux noyaux; la surface se recouvre d'une membrane: l'œuf est formé.

b) *Lorsque les gamètes sont tégumentés*, l'isogamie et l'hétérogamie s'accusent davantage.

Nous avons décrit autrefois l'isogamie dans le *Chlamydomonas Morieri*. Les gamètes ne présentent aucune différence sensible entre eux, ni comme forme ni comme grosseur. Ils se joignent par l'extrémité antérieure et conservent leurs flagellums quelque temps: les deux proto-

plasmes commencent à se retirer de la partie postérieure de chaque cellule et ils viennent se fusionner à l'avant, où une communication s'est établie entre les deux gamètes. Les flagellums disparaissent, l'œuf se recouvre d'une membrane propre qui se trouve entourée symétriquement de chaque côté par les enveloppes vides des gamètes.

Nous avons retrouvé quelque chose de semblable dans le *Chlamydomonas ovata* sp. nov. ; toutefois, les membranes sont abandonnées d'une façon un peu différente. Les deux gamètes se réunissent par l'extrémité antérieure, en faisant entre elles un *angle aigu :* la fusion s'opère à l'avant ; les deux protoplasmes abandonnent graduellement l'extrémité postérieure du corps ; finalement, les deux gamètes quittent complètement les membranes d'enveloppes et se confondent en une sphère à quatre flagellums qui bientôt devient immobile et constitue l'œuf (fig. 17, p. 147).

L'hétérogamie est très prononcée dans le *Chlamydomonas Monadina* où elle a été bien étudiée par Goroschankin. On distingue, dans cette espèce, des macrogamètes qui représentent l'élément femelle et des microgamètes qui peuvent être considérés comme les éléments mâles ; les premiers naissent par deux ou quatre dans les gamétosporanges ; les autres au nombre de huit, plus rarement de quatre. La copulation n'a jamais lieu entre gamètes de même grosseur ; elles s'assemblent par la partie antérieure ; les flagellums disparaissent et la fusion commence. Le contenu du microgamète, abandonnant sa membrane, passe en entier dans la cellule femelle où l'union se produit entre les protoplasmes et les noyaux (fig. 13, p. 133) ; l'œuf se contracte et s'entoure d'une membrane propre.

La formation de l'œuf, dans le *Carteria multifilis*, échappe à nos classifications ; les gamètes sont nus ou tégumentés ; lorsqu'ils sont recouverts d'une membrane, les gamètes qui s'unissent sont de même grosseur ou de taille

inégale ; ils abandonnent leur membrane de façon variable pendant la copulation (fig. 19, p. 155).

C) La fusion des noyaux.

La fusion des deux noyaux des gamètes en un seul constitue l'acte essentiel de la fécondation ; il suffit, pour en comprendre l'importance, de se reporter à ce que nous avons dit, dans un précédent travail, sur l'autophagie sexuelle (1) et sur les conséquences de l'amphimixie au point de vue de l'évolution.

Nous avons été l'un des premiers à signaler cette fusion dans les Thallophytes, à propos du *Chlamydomonas Reinhardi* (30) ; depuis, elle a été vue par de nombreux observateurs, chez les Algues et chez les Champignons. Goroschankin l'a figurée (33) dans le *Chlamydomonas Monadina* St. (*Ch. Braunii* Gorosch.) avec beaucoup de soin ; le noyau femelle est ordinairement plus gros que le noyau mâle ; les deux noyaux se touchent et se compriment mutuellement ; à l'endroit du contact, on observe d'abord une ligne de séparation qui disparaît plus tard. Le noyau sexuel est ellipsoïde ; il s'arrondit par la suite, alors que les deux nucléoles se fusionnent en un seul.

Nous avons montré, dans ce mémoire, que le noyau des Chlamydomonadinées présentait des variations de structure assez grandes à l'état de repos ; nous avons vu, de plus, qu'il renfermait un nombre constant de chromosomes, tout comme le noyau des organismes supérieurs. Ce nombre de chromosomes ne subit aucune réduction, ni dans les sporanges, ni dans les gamétosporanges ; les deux noyaux en présence, lors de la formation de l'œuf, sont donc à ce point de vue semblables à celui des individus végétatifs ordinaires ; c'est là un premier résultat dont nous discuterons l'importance plus loin.

(1) P.-A. Dangeard : L'influence du mode de nutrition, *loc. cit.*, p. 44-45.

Après la dernière karyokinèse dans le gamétosporange, les chromosomes s'allongent et s'entremêlent pour disparaître bientôt dans le nucléoplasme ; un nucléole apparaît et grossit ; les noyaux des gamètes passent rapidement à l'état de repos ; c'est sous cette forme qu'ils se fusionnent.

Nous avons fait de nombreuses observations sur les jeunes zygotes de *Chlamydomonas Dilli*, sans réussir à observer aucune différence appréciable de grosseur ou de structure entre les deux noyaux copulateurs.

L'union des noyaux se fait dans un sillon cytoplasmique qui persiste, après l'union des gamètes, entre chaque chloroleucite ; ceux-ci, en effet, restent distincts, avec leur pyrénoïde, et ils renferment des grains d'amidon. Le sillon, ou plutôt la bande cytoplasmique reste superficielle ; les noyaux se trouvent placés sous la membrane, quelquefois assez éloignés l'un de l'autre. Ils se rapprochent par une sorte d'attraction sexuelle : nous avons vu, en effet, deux noyaux encore séparés par une petite distance, prendre contact par un prolongement étroit de substance nucléaire. On a bien signalé l'attraction qui s'exerce entre l'œuf et le spermatozoïde et qui se manifeste par la formation du *cône d'attraction*, mais c'est la première fois, croyons-nous, qu'un phénomène semblable est signalé pour les noyaux eux-mêmes.

Les deux noyaux copulateurs fusionnent simplement leur masse ; les deux nucléoles ne s'unissent que plus tard ; le contour du noyau sexuel est d'abord elliptique ou irrégulier ; mais il ne tarde pas à devenir sphérique.

Les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline réussissent très bien pour cette étude ; le nucléoplasme se montre ordinairement homogène et se colore en rose, alors que le nucléole devient bleu foncé ; toutefois, nous devons ajouter que, parfois, le nucléoplasme était achromatique, avant comme après la fusion : il renfer-

mait alors un certain nombre de granulations chromatiques érythrophiles.

Les œufs de *Chlamydomonas Monadina* St. montrent ces granulations avec la plus grande netteté, soit avant, soit après la fusion des nucléoles ; leur nombre correspondrait assez bien à celui des chromosomes (fig. 13, I) ; nous avons vu ensuite ces granulations devenir moins régulières comme grosseur ; le nucléoplasme achromatique semblait traversé par des filaments très fins qui rayonnaient du nucléole devenu spongieux (fig. 13, J).

Ce n'est pas la première fois que des granulations chromatiques sont signalées à l'intérieur des noyaux sexuels chez les Algues. Oltmanns a décrit leur manière d'être pendant la copulation dans le *Vaucheria clavata* (1) ; le noyau mâle et le noyau femelle deviennent granuleux lorsqu'ils se rapprochent l'un de l'autre au contact ; après la fusion, le noyau sexuel présente de nombreuses petites sphères chromatiques d'égale grosseur ; plus tard, il devient plus petit et plus dense et il paraît également plus finement granuleux.

Klebahn, de son côté, a vu dans la reproduction sexuelle de l'*Œdogonium Borcii*, le noyau mâle avec de nombreux granules chromatiques, alors que le noyau femelle était peu granuleux (2).

Malheureusement, ces observations, pas plus que les nôtres, ne permettent d'établir une relation directe entre ces granulations et les chromosomes.

Après l'union des gamètes, l'œuf s'arrondit, se recouvre d'une membrane et son volume augmente. Si nous prenons comme exemple le *Chlamydomonas Dilli*, nous voyons

(1) Oltmanns : *Ueber die Entwick. der Sexualorgane bei Vaucheria* (Flora, 1895, p. 388).

(2) Klebahn : *Studien über Zygoten*, II (Jahrb f. wiss. Bot., Bd., XXIV, p. 235).

qu'au bout de quelques jours, la membrane se divise en deux couches d'épaisseur à peu près égale ; sur quelques œufs la distinction est facile, car l'endospore qui continue à recouvrir directement le protoplasme se trouve séparée de l'exospore, sur une largeur plus ou moins grande. Dans le *Chlorogonium euchlorum*, la membrane simple du début se trouve bientôt remplacée par une exospore de moyenne épaisseur qui recouvre directement le protoplasme ; extérieurement, l'exospore se montre formée par quatre ou cinq couches concentriques : par la suite, on ne distingue plus qu'une endospore assez épaisse et une exospore mince ; la première se colore par l'iode en vert jaunâtre ; la seconde reste à peu près incolore.

On ne saurait d'ailleurs rien dire de général sur la structure de la membrane de l'œuf dans les Chlamydomonadinées ; elle paraît quelquefois simple ; plus souvent elle se divise en endospore et exospore ; l'exospore est lisse (*Chl. Reinhardi* Dang., *Chl. Dilli* Dang.) ou munie de protubérances (*Chl. Morieri* Dang.) ; la membrane de l'œuf, dans certaines espèces, est formée de trois enveloppes différentes (*Chl. Perty* Gorosch.) ou de quatre (*Chl. Steinii* Gorosch.).

D) *Le développement de l'œuf.*

Le contenu de l'œuf des Algues subit, pendant qu'il arrive à maturité, des modifications nombreuses, que nous ne connaissons encore qu'imparfaitement.

Chmielewsky a cependant étudié, à ce point de vue, les zygotes des *Spirogyra* (1) : d'après ses observations, le

(1) Chmielewsky : *Eine Notiz über das Verhalten der chlorophyllbander in den Zygoten der Spirogyraarten* (Bot. Zeit. 1890).

ruban chlorophyllien mâle se comporte tout autrement que le chloroleucite femelle : tandis que ce dernier persiste et conserve sa couleur verte, le premier se colore en jaune, s'amincit et se fragmente en segments qui se désorganisent, laissant des résidus bruns insolubles dans la glycérine, l'alcool et l'eau, solubles dans l'acide chromique et l'acide sulfurique ; il est difficile de savoir si le chloroleucite femelle reste vert dans les zygotes âgés de couleur sombre ; toujours est-il qu'au moment de la germination, il possède sa couleur verte et qu'il donne naissance directement aux nouveaux chloroleucites. Lorsque les cellules renferment, comme dans certaines espèces de *Spirogyra*, plusieurs rubans chlorophylliens, les choses se passent de la même façon. Les pyrénoïdes disparaissent quelque temps après la copulation des deux cellules sexuelles.

Il faut croire que les chloroleucites ne se comportent pas de la même manière dans toutes les Conjuguées, car les résultats obtenus par Klebahn dans l'étude des *Closterium* et des *Cosmarium* sont très différents.

Schmitz avait avancé que les chloroleucites et les pyrénoïdes persistaient, avec leurs caractères, dans les kystes et dans les oospores (1) ; Klebahn montre qu'il y a lieu de faire des réserves (2). Ainsi, chez les *Closterium*, lors de la conjugaison, le zygote renferme quatre chloroleucites ; chez les *Cosmarium*, on en trouve même huit : or, à maturité, dans les deux genres, l'œuf ne montre plus que deux masses chlorophylliennes distinctes, sans qu'on puisse dire si chacune résulte de la fusion des chloroleucites d'une même cellule ou d'un mélange des deux. Les huit pyrénoïdes des *Cosmarium* sont également réduits à deux. Le sort des pyrénoïdes semble d'ailleurs ne

(1) Schmitz : *Die Chromatophoren der Algen*, *loc. cit.*, p. 131.
(2) Klebahn : *Studien über Zygoten*, I (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII).

pas être le même dans les deux genres : ils disparaissent dans les *Closterium*, et les pyrénoïdes de germination sont très probablement de nouvelle formation ; les deux pyrénoïdes du *Cosmarium*, au contraire, se multiplient par division, à la germination de l'œuf : d'autres, il est vrai, naissent à côté d'eux par nouvelle formation.

En présence des résultats disparates et souvent contradictoires obtenus par ces divers auteurs, nous avons été amené à faire une étude approfondie de l'œuf des Chlamydomonadinées : nous avions à notre disposition une première série de matériaux renfermant des zygotes de *Chlorogonium euchlorum* du premier au sixième jour après l'union des gamètes : une seconde série contenait des œufs mûrs âgés de trois ou quatre mois.

Dans la première série de nos échantillons, on pouvait suivre facilement la fusion des noyaux. Elle a lieu superficiellement, au contact même de la membrane (fig. 20, A) : à ce stade, on observe très fréquemment le noyau sexuel ayant encore ses deux petits nucléoles distincts ; pendant que s'opèrent les changements qui vont suivre, les deux nucléoles se rapprochent et se fusionnent ; le noyau sexuel gagne le centre de la cellule.

Nous avons cherché ce que deviennent les pyrénoïdes ; comme chaque gamète n'apporte qu'un pyrénoïde, l'observation se trouve simplifiée. L'emploi de l'iodure ioduré à l'aide duquel on n'aperçoit, le plus souvent, qu'un gros pyrénoïde dans le zygote âgé de quelques jours, fait déjà pressentir une fusion des deux pyrénoïdes primitifs ; la fuchsine acide donne de meilleurs résultats, et permet de suivre les détails de cette fusion (fig. 20, B, C, D, E) ; on voit les deux éléments qui se rapprochent au contact et s'unissent.

C'est la première fois, il nous semble, que l'on constate une *fusion de deux pyrénoïdes* pendant la *copulation ;* on ne saurait, toutefois, attribuer à cette union une grande

importance dans la sexualité ; le phénomène est loin d'être général, ce qui prouve bien qu'il n'est nullement nécessaire.

En effet, à côté de zygotes n'ayant plus qu'un pyrénoïde, on en rencontre fréquemment d'autres chez lesquels les

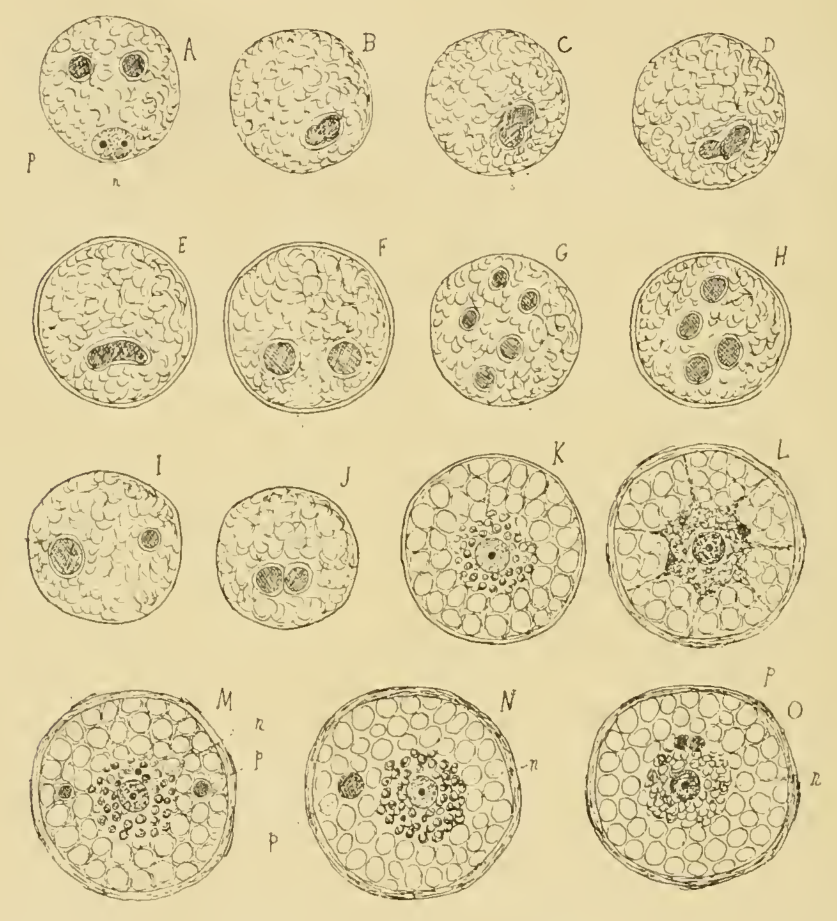


Fig. 20. Structure de l'œuf du *Chlorogonium euchlorum* à partir de la fusion du noyau jusqu'à la maturité. (Gross. 900.)

deux pyrénoïdes restent distincts (fig. 20, F) ; quelquefois, ils sont de taille inégale (fig. 20, I).

Il est plus étonnant de rencontrer des œufs avec quatre ou cinq pyrénoïdes (fig. 20, G, H) ; à la vérité, ces exemples sont rares, mais nous ne pouvons à leur sujet faire que des conjectures. Nous savons bien qu'accidentellement, trois gamètes peuvent prendre part à la formation de l'œuf, ainsi que nous avons pu le constater dans plusieurs

espèces ; mais il est invraisemblable que le nombre de ces gamètes puisse s'élever à cinq : il est donc plus probable que les deux cellules sexuelles conservent plusieurs pyrénoïdes comme les zoospores ordinaires.

Que les deux pyrénoïdes se fusionnent ou qu'ils restent distincts, quel est leur sort ultérieur dans les zygotes âgés ? Nos matériaux de la seconde série n'ont pas fourni de résultats concordants. La fuchsine acide, qui semble être le réactif le plus sensible dans cette recherche, ne laisse apercevoir le plus souvent aucune trace de ces corps ; d'autres fois, on distingue nettement soit un seul pyrénoïde placé non loin de la membrane, dans le protoplasma orangé, soit deux ; les pyrénoïdes, dans ce dernier cas, sont situés sur un même diamètre, de chaque côté du noyau (fig. 20, M) ; rarement, ils sont accolés (fig. 20, O).

En résumé, les deux pyrénoïdes, dans le *Chlorogonium euchlorum*, restent *distincts* ou se *fusionnent* à l'intérieur de l'œuf jeune ; dans les zygotes âgés, ils *persistent* ou *disparaissent*.

Restait à savoir ce que devenaient les deux chloroleucites : ces éléments possèdent, ainsi que nous l'avons vu, une individualité marquée dans tout le développement : nos observations démontrent qu'elle persiste dans l'œuf. Les deux chloroleucites ne tardent pas à se *fusionner :* il en résulte un chloroleucite unique ayant la forme d'une sphère creuse et placé directement sous la membrane. La cavité de cette sphère est remplie par le cytoplasme qui renferme en son centre le noyau.

Le noyau n'a pas augmenté de diamètre : on peut même se demander sous quelle forme il peut bien contenir la vingtaine de chromosomes qu'il renferme ; l'intervalle qui s'étend entre le nucléole et la membrane est très chromatique ; dans nos préparations, il ne montrait aucune différenciation.

Ce noyau est entouré par du cytoplasme qui forme une couche assez épaisse autour de lui ; des trabécules en partent quelquefois et s'étendent, en rayonnant, au travers du chromatophore jusqu'à la membrane (fig. 20, L) ; il est chromatophile et d'aspect oléagineux. Le plus souvent, il contient de nombreux globules qui se colorent par l'hématoxyline et la fuchsine acide (fig. 20, K, M, N, O) ; ils ressemblent à ceux que nous avons signalés plus particulièrement dans les sporanges de *Chlamydomonas Monadina* St.

Le chromatophore renferme les grains d'amidon ; ceux-ci sont gros et globuleux ; ils sont contenus dans autant d'alvéoles : c'est la trame homogène de ces alvéoles qui est imprégnée par le pigment jaune ou rougeâtre ; c'est également dans ce réseau alvéolaire que sont placés les pyrénoïdes lorsqu'ils persistent.

En résumé, malgré les apparences, le chromatophore, dans l'œuf, reste distinct du cytoplasme; seul, il contient l'amidon ; seul, il est imprégné par le pigment jaune ou rougeâtre qui a succédé à la chlorophylle. Ce chromatophore provient de la fusion des deux chloroleucites apportés par les gamètes.

Nous n'avons pas malheureusement de données aussi précises à fournir sur le mode de germination de l'œuf ; à l'heure actuelle, nos cultures du *Chlorogonium euchlorum*, qui datent de plusieurs mois, ne montrent encore aucun changement.

L'intérêt n'existe qu'au point de vue de la réduction chromatique ; puisque le nombre des chromosomes se maintient constant au cours des diverses générations asexuelles et sexuelles, il est à peu près certain que cette réduction se produit à la germination ; encore faudrait-il la constater effectivement.

Quelques germinations de *Chlamydomonas Dilli* se sont produites, il est vrai, dans nos cultures ; mais elles

étaient trop rares pour nous permettre une étude aussi délicate et qui exige des matériaux abondants.

Dans cette espèce, quelques oospores, au lieu de passer à l'état de repos, ont conservé leur couleur verte, et la germination a commencé au bout d'une quinzaine de jours ; il se produit une première division suivie d'une seconde : il en résulte quatre individus qui sont mis en liberté par rupture de la membrane ; dans d'autres œufs, on observe une troisième bipartition donnant naissance à huit cellules-filles. Ces cellules ne sont point passées immédiatement à l'état de zoospores.

Le mode de germination de l'œuf dans les Chlamydomonadinées a été plus particulièrement étudié par Goroschankin (34) et par nous (29, 32) : le contenu de l'oospore se divise, le plus souvent, en quatre, quelquefois en huit ; ces cellules-filles passent immédiatement à l'état d'activité sous forme de zoospores ordinaires, ou bien elles restent immobiles et peuvent être le point de départ de colonies palmelloïdes.

THÉORIE DE LA SEXUALITÉ.

Dans un mémoire précédent, nous avons essayé d'établir l'origine de la sexualité et nous sommes arrivé à cette conclusion que la *reproduction sexuelle n'est qu'une modification de l'autophagie primitive* (1).

Pour faire accepter un résultat de cette importance, il ne suffit pas d'apporter une série de déductions ou d'hypothèses ; il faut que les observations viennent à l'appui de la théorie ; or, nos prévisions se trouvent vérifiées par l'expérience et, d'autre part, l'interprétation que nous proposons, fournit l'explication naturelle des phénomènes reproducteurs jusque dans leurs nombreuses anomalies.

(1) P.-A Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série, mars 1898, p. 52).

A) *Préliminaires.*

La théorie suppose, tout au moins à l'origine de la différenciation sexuelle, *des éléments copulateurs semblables aux individus ordinaires de l'espèce considérée pour la forme et la structure générale ;* ils n'en doivent différer que par une *affinité sexuelle* de même ordre que la *faim* et due comme elle à un *affaiblissement* de l'organisme.

Jusqu'ici, rien ne pouvait nous permettre d'affirmer que cette proposition fondamentale fût exacte; les faits semblaient plutôt nous donner tort.

Chez les animaux, nous voyons la réduction chromatique précéder la formation des gamètes; chez les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Phanérogames, le noyau des spores qui donne naissance aux gamétophytes, a subi également la réduction chromatique.

Il n'est donc pas étonnant que l'on fît entrer dans la définition de la fécondation *la fusion de deux demi-noyaux.*

De plus, tout naturellement, on était amené à voir dans le phénomène de la réduction chromatique la *raison d'être de la sexualité* (1) ; le but de celle-ci aurait consisté à rétablir dans le noyau *le nombre normal de chromosomes* un instant *diminué de moitié par la réduction chromatique.*

C'était reculer la difficulté sans la résoudre, car il fallait ensuite se demander l'origine et la cause de cette réduction.

A cette première hypothèse, nous en avons opposé une autre qui s'est changée pour nous en certitude : *dans la fécondation, il s'agit de la fusion de noyaux ordinaires ; le noyau sexuel est un noyau double ; dès lors, on ne peut voir*

(1) Ed. Perrier : *remarques au sujet de la communication de M. Le Dantec* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

dans la réduction chromatique la raison d'être de la sexualité; cette réduction n'en est au contraire qu'une conséquence nécessaire, puisque, sans elle, le nombre n *des chromosomes doublerait à chaque génération sexuelle.* La réduction chromatique peut avoir lieu dès la germination de l'œuf ; le nouvel organisme possède donc des noyaux avec le nombre primitif n de chromosomes : cette disposition n'existe que pour les organismes inférieurs; partout ailleurs, il s'est produit un retard: le développement de l'embryon s'est effectué avec un noyau double.

Si l'animal provenant de l'œuf renferme en effet $2n$ chromosomes dans ses cellules, c'est que la réduction, au lieu de se faire à la germination pour le noyau sexuel double, a été retardée de telle sorte que c'est ce noyau qui préside à toutes les divisions de l'embyron et de l'adulte ; ce n'est qu'en vue de la reproduction sexuelle que le noyau revient à n chromosomes.

De même chez les végétaux, avec cette différence qu'il existe deux générations qui alternent régulièrement: dans la première, représentée par les gamétophytes, le noyau conserve le nombre normal n de chromosomes ; dans la seconde, représentée par le sporogone des Muscinées et le sporophyte des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames, le noyau conserve le nombre $2n$ de chromosomes provenant de la fécondation.

Nous avons réussi à établir la signification et l'importance de ce retard dans la réduction chromatique, au point de vue de l'évolution des animaux et des végétaux.

La théorie de l'autophagie sexuelle exigeait qu'à la première apparition de la sexualité chez les êtres vivants, le *noyau des gamètes renfermât autant de chromosomes que celui des individus ordinaires* : elle demandait en outre que les *gamètes fussent semblables dans leur structure générale aux zoospores asexuées.*

Pour vérifier s'il en était bien ainsi, nous nous sommes adressé à la famille des Chlamydomonadinées chez laquelle la reproduction sexuelle en est à ses débuts; l'observation directe nous a donné raison.

Dans cette famille, les *gamètes sont semblables aux zoospores asexuées* et ils se *forment de la même façon :* le cytoplasme, le chloroleucite et le noyau ont entre eux les mêmes relations : la *structure de ces éléments est identique pour la zoospore et le gamète.*

De plus, le nombre des chromosomes se maintient constant au cours des diverses générations asexuées et sexuées : dans le genre *Chlorogonium, le noyau des gamètes renferme une dizaine de chromosomes comme celui des zoospores ordinaires.*

On peut donc affirmer que dans la reproduction sexuelle, les noyaux qui copulent sont des *noyaux ordinaires à* n *chromosomes* et que le noyau sexuel est un *noyau double à* 2 n *chromosomes;* toutes les conséquences déduites antérieurement de cette conception se trouvent ainsi solidement établies.

Il en est d'autres non moins importantes qu'il nous reste à examiner.

B) Parthénogénèse.

Du fait que les *gamètes sont des zoospores ordinaires affamées*, on peut prévoir que si, *d'une façon ou de l'autre*, ces gamètes trouvent l'*aliment voulu, la copulation deviendra inutile : ils se développeront asexuellement.* C'est là toute l'explication de la parthénogénèse qui n'a pas été comprise jusqu'ici, ainsi qu'en témoignent les questions que posait encore tout récemment à son sujet Yves Delage. « D'où vient-elle ? Comment s'est-elle établie à côté de l'Amphimixie ? Dérive-t-elle de celle-ci ou lui est-elle antérieure ? Enfin et surtout qu'y a-t-il dans certains œufs

qui leur permette de se développer sans fécondation, tandis que d'autres ne le peuvent pas (1). »

La réponse aux trois premières questions est contenue dans notre définition de la sexualité ; la dernière exige certains développements que nous donnerons plus loin ; occupons-nous d'abord de la parthénogénèse en général.

Il y a deux cas principaux : a) *La réduction chromatique a eu lieu à la germination de l'œuf;* b) *La réduction chromatique a subi un retard plus ou moins considérable.*

a) *Lorsque la réduction chromatique se produit à la germination*, tout le développement de l'être se fait avec *n* chromosomes, comme chez les *Chlamydomonas :* c'est la parthénogénèse dans son expression la plus simple ; *elle représente la continuation de la reproduction asexuelle que l'absence d'aliment aurait fait dévier en autophagie sexuelle.*

La parthénogénèse est alors très fréquente : on peut la provoquer expérimentalement, non seulement chez les *Chlamydomonadinées*, mais aussi chez les Conjuguées, chez l'*Ulothrix*, le *Protosiphon*, etc.

La démonstration du fait que le développement entier peut se produire avec *n* chromosomes, n'a été donnée jusqu'ici que par nous et pour une seule espèce, le *Chlorogonium euchlorum ;* mais nous n'hésitons pas à croire que toutes les algues primitives à parthénogénèse pour ainsi dire naturelle, se comportent comme les *Chlorogonium.*

Certaines raisons de grande valeur peuvent d'ailleurs être invoquées en faveur de cette opinion.

La réduction du nombre des chromosomes est d'ordinaire accompagnée de deux bipartitions successives du noyau double, comme dans la formation des spores chez les Ptéridophytes, des grains de pollen chez les Phanérogames ; on sait qu'il en est de même, lors de la formation des spermatozoïdes ou de l'œuf chez les animaux.

(1) Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, 1895, p. 151.

Or, chez les *Ulothrix*, le contenu de l'œuf subit deux bipartitions successives et fournit quatre embryons : Klebahn a montré, d'autre part, que, dans les *Closterium* et les *Cosmarium* (1), le noyau sexuel se divise deux fois de suite; il n'existe cependant que deux embryons qui se trouvent ainsi posséder chacun deux noyaux : l'un de ces noyaux reste atrophié; il sert seulement à rappeler qu'autrefois l'œuf des Desmidiées germait en donnant quatre nouveaux individus. L'œuf de l'*Hydrodictyon reticulatum* fournit également quatre embryons à la germination.

Ces indications dont nous parlons n'existent pas toujours cependant ; ainsi, la parthénogénèse s'obtient facilement dans les *Protosiphon* (2), et cependant rien n'indique l'existence d'une réduction chromatique à la germination des zygotes dans cette espèce ; le contenu de l'œuf se développe directement en un nouveau thalle.

Le classement des espèces dans cette première catégorie ne saurait donc être que provisoire.

Nous avons dit que la parthénogénèse est la *continuation* de la *reproduction asexuelle* que l'*absence d'aliment* aurait fait dévier en *autophagie sexuelle*.

Les belles expériences de G. Klebs viennent à l'appui de cette manière de voir et s'expliquent ainsi naturellement.

Klebs a remarqué qu'en portant les gamétosporanges du *Chlamydomonas media* dans une solution nutritive, on empêche la copulation des gamètes qui passent à l'état de repos ; plus tard, les cellules ainsi formées se multiplient d'une façon purement végétative (3).

Les observations que nous venons d'exposer sur la

(1) Klebahn : *Studien über Zygoten*, I (Jahrb. f. wissench. Botanik. Bd. XXII, p.415).

(2) G. Klebs : *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei enigen Algen und Pilzen*, Iéna, 1896, p. 169.

(3) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 437.

structure des gamètes nous fournissent l'explication de cette expérience : la parthénogénèse se produit naturellement parce qu'on a fourni aux gamètes affamés l'aliment qui leur faisait défaut.

On arrive aux mêmes résultats avec les gamètes d'*Ulothrix :* placés dans une solution nutritive, ils forment des parthénospores qui ressemblent aux zygospores ; à la germination, les premières donnent deux embryons, alors que les secondes en fournissent quatre (1).

L'action d'une température élevée peut remplacer l'aliment ; ainsi les gamètes d'une Siphonée, le *Protosiphon*, se développent parthénogénétiquement à 25 ou 27° C. (2) ; il est probable que certains principes deviennent alors actifs qui ne l'étaient pas auparavant.

Cette action de la température est même plus durable que celle d'une solution nutritive ; en effet, des gamètes ayant perdu l'affinité sexuelle dans une solution nutritive, la recouvrent si on les replace dans l'eau ; un abaissement de température est sans effet sur les gamètes devenus stériles, à 25 ou 27° C.

Le *Spirogyra varians* étant placé dans une solution nutritive, les gamètes mâles et les gamètes femelles se développent en parthénospores qui ne présentent entre elles aucune différence sensible. Dans cette même espèce, les gamètes dont la copulation a été empêchée, peuvent même continuer à se diviser, sans passer à l'état de repos. Les filaments copulateurs sont disposés dans une gelée d'Agar-Agar qui empêche leur déplacement ; la copulation ne s'effectue alors qu'entre cellules rapprochées ; les gamètes isolés restent stériles. Si on fait intervenir ensuite une solution nutritive, diluée, ces gamètes reprennent leur croissance végétative (3).

(1) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 321-322.
(2) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 218.
(3) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 246.

La parthénogénèse ne s'est appliquée tout d'abord qu'à des gamètes isogames; il n'y avait donc pas à faire de distinction entre chaque gamète dans leur développement asexuel.

L'hétérogamie est survenue; elle a été d'abord si peu accentuée qu'elle n'a produit aucun trouble dans la parthénogénèse; nous voyons, chez les *Spirogyra*, le gamète mâle se développer au même titre que le gamète femelle, sans qu'il y ait lieu d'établir aucune différence appréciable.

Il n'en a plus été de même lorsque l'hétérogamie s'est accentuée au cours de l'évolution, en vue de répondre à certaines exigences de l'organisation vitale et du milieu.

L'un des gamètes est resté mobile ; il s'est allongé en bâtonnet ou en cordon spiralé muni d'un ou de plusieurs flagellums ; c'est l'*anthérozoïde* des végétaux, le *spermatozoïde* des animaux. L'autre gamète a perdu la propriété de se mouvoir; il conserve la forme sphérique des organismes primitifs: c'est l'*oosphère* abusivement désignée en zoologie du nom d'œuf.

Cette transformation de l'isogamie en hétérogamie n'a aucune importance au point de vue général de la sexualité: elle commence déjà chez les Chlamydomonadinées ; chez les Volvocinées, famille si voisine de la précédente, l'isogamie existe chez les *Pandorina*, alors que les *Volvox* possèdent une hétérogamie très accentuée ; nous avons même signalé, il y a quelques années, dans l'*Eudorina elegans* qui possède normalement des anthérozoïdes jaunes et allongés, une tentative de retour à l'isogamie (1).

On peut dire que les gamètes, *quel que soit leur sexe, continuent toujours à représenter une cellule primitive au même titre que dans les Chlamydomonas ou les Chlorogonium.*

(1) P.-A. Dangeard : Note sur la formation des anthérozoïdes dans l'*Eudorina elegans* (Bullet. de la Société Linnéenne de Normandie, 1887-1888, p. 124).

Comme conséquence, *la parthénogénèse doit pouvoir porter sur l'anthérozoïde ou le spermatozoïde, et non exclusivement sur l'oosphère.*

Il est dès maintenant possible d'avancer que le mode primitif de parthénogénèse n'est pas incompatible avec l'hétérogamie accentuée. Debski a constaté que chez les *Chara*, le noyau des anthérozoïdes contenait vingt-quatre chromosomes environ comme les noyaux des cellules végétatives (1); le noyau des oosphères en renferme évidemment le même nombre. Il est donc infiniment probable que le développement tout entier s'effectue avec *n* chromosomes ; si la réduction n'a pas lieu immédiatement à la germination de l'œuf, elle se produit au plus tard dans le stade embryonnaire, ce qui est sans importance. On comprend dès lors que la parthénogénèse ait pu s'établir d'une manière régulière dans une espèce, le *Chara nitida*, dont l'oosphère se développe sans fécondation en Allemagne et en Scandinavie. L'espèce est dioïque ; en l'absence de la plante mâle, les oosphères se transforment en parthénospores qui germent à la façon des œufs, absolument comme chez les *Chlamydomonas*, les *Spirogyra*, etc. ; ici, c'est la nature qui s'est chargée de l'expérience.

Chez les Champignons supérieurs, la réduction chromatique se fait à la germination de l'œuf (2) ; mais les deux gamètes sont intimement unis, et on n'a pas songé jusqu'ici à les séparer pour observer leur parthénogénèse ; la théorie indique qu'elle doit pouvoir s'obtenir facilement. On peut prévoir que la réduction chromatique a lieu également à la germination dans les Siphomycètes, en particulier chez les Saprolégniées et les

(1) Debski : *Beobacht. über Kerntheilung bei Chara fragilis* (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXX, 1897, p. 227. — Id., Bd. XXXII, 1898).

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, décembre 96).

Mucorinées; la fréquence de la parthénogénèse devient alors un phénomène des plus explicables (1).

Il n'a été question, dans cet exposé, que des végétaux; *on ne connaît jusqu'ici aucun animal chez lequel la réduction chromatique ait lieu à la germination de l'œuf.*

b) *Lorsqu'il se produit un retard dans la réduction chromatique*, les conditions de la parthénogénèse se trouvent profondément modifiées.

Examinons séparément, à ce point de vue, les végétaux et les animaux.

1° Dans les Mousses, le noyau conserve ses 2 *n* chromosomes dans tout le sporogone, jusqu'à la formation des spores ; celles-ci n'ont plus que *n* chromosomes dans leur noyau, et il en sera ainsi dans les gamétophytes provenant de ces spores.

Dans les Ptéridophytes et les Phanérogames, le retard dans la réduction est encore plus considérable : les gamétophytes, le plus souvent rudimentaires, ont toujours *n* chromosomes : les œufs qui en proviennent, donnent naissance au sporophyte qui a pris une si grande importance que nous le considérons généralement comme la plante tout entière; il a évolué avec desnoyaux à 2 *n* chromosomes.

On comprend dès lors que la parthénogénèse soit théoriquement à peu près impossible; on ne peut admettre *à priori* qu'un gamète à *n* chromosomes puisse donner autre chose qu'un gamétophyte ; en tout cas, il semble difficile qu'il puisse fournir un sporophyte normal.

Aussi bien, *ne connaît-on pas de parthénogénèse ordinaire dans tout l'ensemble des Bryophytes et des plantes vasculaires* (2).

(1) P.-A. Dangeard : *Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes* (Le Botaniste, 4e série, 1896, p. 249).

(2) Une note récente de R. Shaw : *Parthenogenesis in Marsilia* (Bot. Gaz., août 1897), laisse supposer l'existence de la parthénogénèse dans ce genre; elle se rencontrerait aussi dans *Antennaria alpina*, d'après O. Juel (Bot. Centralb. 74, 1898).

Toutefois, on observe chez ces plantes un phénomène bien particulier, qui a certaines analogies avec la parthénogénèse ; ce mode de reproduction a réussi à tourner la difficulté qui avait barré la route à la parthénogénèse ordinaire ; le moyen employé n'est pas encore connu.

Toujours est-il que les cellules d'un sporogone de Muscinée peuvent donner naissance à un gamétophyte, *ce qui semble nécessiter une réduction chromatique.* D'un autre côté, les cellules des gamétophytes peuvent, chez certaines Fougères comme le *Pteris cretica*, se développer directement en sporophyte, *ce qui semble exiger un doublement préalable des chromosomes.*

2° Dans tous les Métazoaires, le retard dans la réduction chromatique a été plus complet que chez les plantes ; on ne trouve rien de comparable aux gamétophytes ; le cycle vital s'effectue avec un noyau à 2 n chromosomes ; celui-ci ne revient à sa structure primitive, ancestrale, qu'au moment de la formation des gamètes.

L'évolution a porté probablement, dès l'origine des Métazoaires, sur des organismes ayant 2 n chromosomes. Que peut faire, dans la parthénogénèse ordinaire, un noyau à n chromosomes ? Quel souvenir ancestral peut-il nous rappeler ? C'est ce que nous ignorons encore actuellement.

Constatons tout d'abord que la parthénogénèse, placée en présence des mêmes difficultés, chez les végétaux et chez les animaux, a réussi à se maintenir chez ces derniers.

Il paraîtrait même que l'animal, pour arriver à ce résultat, ne s'est pas contenté d'un seul moyen : on en connaît deux et peut-être en existe-t-il d'autres.

Le plus simple, celui qui vient naturellement à l'esprit, *consiste pour l'œuf à conserver la structure du noyau végétatif.* Weismann a montré que certains œufs parthénogénétiques ont un seul globule polaire, au lieu de deux, et

n'ont pas subi par conséquent de division réductrice (1).

Le second moyen est plus curieux. Brauer a étudié l'*Artemia salina*, petit Crustacé qui se reproduit naturellement sans fécondation (2) ; il a vu que le second globule polaire se forme et s'éloigne du noyau femelle : mais au lieu de sortir du cytoplasme, il revient vers le noyau femelle et se *refusionne* avec lui.

Nous ne pouvons prendre part à la discussion soulevée à propos de ces résultats : on leur conteste un caractère général. Ainsi Platner, Blochmann, Henking, Emery admettent que dans certains œufs parthénogénétiques qui se développent régulièrement, le deuxième globule se forme pour être ensuite éliminé (3).

Dans l'hétérogamie, on n'envisage ordinairement que la parthénogénèse du gamète femelle : le gamète mâle a été négligé.

On pourrait cependant rapporter à des cas de parthénogénèse du spermatozoïde certains faits de polyspermie. On sait par exemple que, chez les Sélaciens, plusieurs spermatozoïdes entrent dans l'œuf : un seul mélange son noyau au noyau femelle ; les autres se multiplient dans le vitellus donnant les mérocytes. La même chose se produit chez les Reptiles et peut-être aussi chez les Oiseaux. Les mérocytes ne prennent aucune part à la formation de l'embryon (4).

Il suffit, pour s'expliquer cette propriété des spermatozoïdes, d'avoir compris la signification de la parthénogénèse et de l'avoir suivie à ses débuts.

Si ces gamètes mâles ne donnent pas d'embryons, c'est ou

(1) Weismann : *Ueber die Zahl der Richtungs Körper*. Iéna, 1887.

(2) Brauer : *Zur kenntniss der Reifung der parthenog. sich entwick. Eies von Artemia Salina* (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. XIII, p. 162-222, 1893).

(3) Consulter Delage : *Loc. cit.*, p. 150-151.

(4) Consulter Delage : *Loc. cit.*, p. 144-145.

bien qu'ils n'ont aucun souvenir ancestral précis ou bien que les tendances qu'ils pourraient manifester se trouvent annulées par l'influence trop voisine de l'œuf.

Weismann croyait trouver l'explication de la parthénogénèse dans l'absence du second globule polaire. Or, ce mode de reproduction a, chez les *Chlamydomonas* et les autres algues inférieures, une signification fort nette : il dépend des conditions d'alimentation. En principe, chaque gamète est une spore capable de reproduire seule l'organisme considéré ; c'est par suite d'un état d'affaiblissement que la fécondation est devenue nécessaire ; il n'y a donc pas lieu de s'étonner que des causes très variées, du moins en apparence, puissent restituer aux gamètes leur propriété primitive de se diviser. La force peut être rendue à un organisme fatigué de beaucoup de façons différentes, dont la plus efficace est une nourriture abondante et appropriée ; mais un grand nombre d'excitants de nature physique ou chimique produisent momentanément le même effet ; il en est de même pour les gamètes ; l'énergie peut leur venir de sources très différentes.

En résumé, *chaque gamète porte en lui-même, par son origine et par sa nature, le principe d'un développement parthénogénétique ; si cette parthénogénèse n'est pas plus fréquente, c'est à cause du retard dans la réduction chromatique qui a modifié si profondément les conditions de l'organisme végétal ou animal.*

C) *Autophagie sexuelle.*

L'étude de la parthénogénèse va nous permettre de mieux comprendre l'autophagie sexuelle ; en effet, nous sommes en présence, dans ces deux modes de reproduction, de gamètes affamés ; chacun d'eux ne possède plus assez d'énergie propre pour continuer son développement.

Dans la parthénogénèse, cette énergie vient de facteurs

externes dont le plus actif est une nourriture appropriée.

Dans la reproduction sexuelle, l'énergie est fournie par l'union des deux gamètes en une seule cellule ; elles se fusionnent intimement, ou, si l'on veut employer une expression aussi exacte, *elles se mangent réciproquement.*

Si cet acte n'avait d'autre résultat que de permettre la simple continuation du développement, nous serions en droit de dire que cette autophagie a la même signification que la parthénogénèse ; l'énergie aurait pu, tout aussi bien, être fournie par un facteur externe, étranger à l'organisme.

C'est ce qui nous porte à penser que l'*apport d'énergie ne constitue qu'un phénomène secondaire dans l'autophagie ; ce n'est pas lui qui imprime au phénomène son caractère sexuel, puisqu'il se remarque tout aussi bien dans la parthénogénèse.*

Dans une cellule, il existe pour la métamorphose régressive et pour la métamorphose progressive une incessante circulation d'énergie (1). La destruction de la molécule albuminoïde du protoplasma, par une suite d'hydratations successives et régulières, transforme de l'énergie potentielle en force vive : les oxydations des hydrates de carbone et des corps gras qui ont pour terme final la production d'acide carbonique et d'eau, constituent une source d'énergie considérable. Cette énergie, ainsi rendue libre, est utilisée par les phénomènes de synthèse et les déshydratations qui, dans l'assimilation, entraînent la reconstitution d'une nouvelle molécule albuminoïde destinée à remplacer celle qui a disparu.

Mais, dans la vie d'une cellule, il y a d'autres dépenses d'énergie : rayonnement de chaleur dans le milieu extérieur, travail résultant du mouvement de la cellule ou tout au moins des déplacements qui s'effectuent à l'intérieur du

(1) A. Gauthier: *Cours de chimie*, t. III. Paris, 1892, p. 749-812.

protoplasme ; enfin et surtout, augmentation de la quantité de substance vivante, ce qui permet à la cellule de croître et de se multiplier : l'*aliment* est devenu nécessaire.

L'aliment comprend deux choses distinctes : 1° les éléments du protoplasma, sous forme d'acide carbonique, d'eau, d'azotates, etc. ; 2° l'énergie qui permet la synthèse de ces éléments.

La cellule verte des plantes emprunte, grâce à la chlorophylle, l'énergie aux rayons lumineux ; elle trouve l'acide carbonique dans l'air ; sa nutrition superficielle lui fournit les autres éléments nécessaires à la formation du protoplasme végétal.

La cellule des animaux prend son *aliment complet* dans ce protoplasme végétal, qui renferme l'énergie des rayons lumineux emmagasinée par des réactions exothermiques.

On comprend dès lors qu'une cellule puisse avoir *faim* de plusieurs façons différentes : *elle a l'énergie nécessaire, mais les éléments d'assimilation font défaut;* ou bien *ces éléments existent*, *mais l'énergie manque ;* enfin elle *ne possède à sa disposition ni énergie suffisante*, *ni substances nutritives.*

Il est à remarquer, d'autre part, qu'une cellule peut posséder l'énergie sous une forme incompatible avec l'accomplissement d'une action vitale déterminée ; elle n'est pas forcément capable d'opérer par elle-même l'équivalence entre l'énergie chimique, l'énergie calorifique, l'énergie électrique, l'énergie mécanique, etc., mais il n'en est pas moins vrai que cette équivalence existe assez fréquemment.

En principe, les gamètes sont des cellules affamées : nous pouvons alors comprendre ce qui se passe *dans l'apport d'énergie aux gamètes, soit pour la parthénogénèse, soit pour la reproduction sexuelle.*

Dans l'isogamie, les gamètes continuent à se développer asexuellement ; ils reçoivent de l'énergie, soit par la *nour-*

riture, soit par une augmentation *de température ;* c'est la parthénogénèse qui pourra sans doute être provoquée par d'autres formes de l'énergie. Dans la reproduction sexuelle, les deux gamètes se fusionnent intimement : tout se passe comme si l'un des gamètes servait de nourriture à l'autre : une certaine quantité d'énergie se trouve disponible et permet le développement ultérieur de la cellule ; il se produit quelque chose de comparable sans doute à l'union de deux molécules, union qui met en liberté une certaine quantité de l'énergie potentielle renfermée par chaque conjoint.

Dans l'hétérogamie, il y a une distinction à faire ; les gamètes n'ont plus faim de la même manière : au gamète femelle, il ne manque parfois que l'énergie, alors que le gamète mâle est dépourvu des substances nécessaires à l'assimilation.

On pourra donc encore obtenir parfois la parthénogénèse du gamète femelle en lui fournissant exclusivement de l'énergie sous forme d'élévation de température, d'aliment, de frottement, etc. ; mais la parthénogénèse du gamète mâle exigera des conditions spéciales, difficilement réalisables, exigeant plus particulièrement la présence de protoplasma vivant.

L'apport d'énergie n'a en lui-même rien qui puisse servir à caractériser la sexualité : au fond, il est assez indifférent qu'il provienne de la lumière, de la chaleur, de l'électricité, d'un aliment quelconque ou du protoplasma d'un gamète mâle.

Lorsque Boveri réussit (1), par exemple, à provoquer la division du gamète femelle d'un Oursin, au moyen du spermocentre de l'élément mâle, sans intervention du noyau, on peut très bien admettre qu'il ne s'agit que d'une

(1) Boveri : *Ueber partielle Befruchtung* (Sitz. Ber. Morph. phys. Ges., München. Bd. IV, 1882).

sorte de parthénogénèse. Le développement se continue jusqu'à la blastula, mais les larves ainsi obtenues ne peuvent être élevées ; on ne saurait donc rien dire sur la possibilité d'obtenir des organismes à *n* chromosomes semblables à ceux qui en ont un nombre double.

Lorsque Delage (1), après Hertwig et Boveri, réussit à provoquer la division du gamète femelle dépourvu de noyau, au moyen d'un spermatozoïde, on peut également parler d'une sorte de parthénogénèse. Le gamète mâle étant une cellule complète, alors que le gamète femelle n'est représenté que par du cytoplasme, on est même conduit à voir, dans ces expériences, une parthénogénèse du gamète mâle rendue possible par le cytoplasme de l'œuf servant d'aliment.

Ce sont les frères Hertwig qui ont les premiers réussi, par le procédé du secouage, à obtenir des fragments d'œufs anucléés (2) : ces derniers, mis en présence de sperme, se laissèrent pénétrer par un ou plusieurs spermatozoïdes qui formèrent des fuseaux ; mais le développement en embryon ne se produisit pas. Boveri ayant soumis des œufs à un traitement analogue, opéra ensuite la fécondation croisée ; parmi les larves qui en résultèrent, un certain nombre avaient des caractères exclusivement paternels (3) : on pouvait croire qu'ils provenaient des fragments anucléés. Cette conclusion a été attaquée par Werworn, Morgan et Seeliger.

Delage divise des œufs d'Oursin, à la main sous le microscope, en sorte qu'il ne peut exister le moindre doute

(1) Y. Delage : *Embryon sans noyau maternel* (Comptes rendus, Acad. sc., t. CXXVII, 1898).

(2) O. et R. Hertwig : *Ueber den Befrucht. und Theilungsvorg. des thier. Eies unter dem Einfl. aüsserer Agentien* (Jen. Zeitschr. f. naturw. 1887).

(3) Boveri : *Ein geschl. erzeugter Organismus ohne mütterlich. Eigensch.* (Gesell. f. Morph. u. Phys. zu München, 1889).

que les deux fragments obtenus soient bien les deux moitiés d'un même œuf. Dans l'une des moitiés, on peut constater *de visu* la présence du noyau et par suite du centrosome toujours accolé au premier, tandis que l'autre moitié était formée simplement de cytoplasme ovulaire ; après avoir placé à côté des deux fragments un second œuf entier, destiné à servir de témoin, Delage opère la fécondation avec du sperme de la même espèce.

« La suite du phénomène est quelque peu variable, selon la réussite de l'expérience, mais, dans les cas typiques, on observe ce qui suit : l'attraction sexuelle se manifeste également énergiquement pour les trois objets. Tous les trois sont fécondés. Peu après, la segmentation s'effectue, elle débute dans l'œuf entier et se poursuit plus activement chez lui ; elle se montre ensuite dans le fragment nucléé où elle marche un peu moins vite ; le fragment non nucléé se segmente le dernier et plus lentement encore. Mais ces différences ne sont pas très grandes, surtout entre les deux fragments ; quand, par exemple, le fragment non nucléé sera au stade 2, le fragment nucléé sera au stade 4 et l'œuf au stade 8 ou 16. Dans la goutte d'eau où j'étais obligé de conserver mes objets pour ne pas les perdre, le développement ne pouvait se poursuivre longtemps. Dans un cas, cependant, il s'est continué pendant trois jours, au bout desquels l'œuf formait une gastrula typique sans squelette ; le fragment nucléé ne différait du précédent que par la taille ; le fragment non nucléé formait aussi une gastrula, mais où, faute de place sans doute, en raison de la taille un peu moindre, les cavités entériques et blastocœliennes étaient très réduites, presque virtuelles. Il est à remarquer qu'une membrane vitelline complète entourait tous les blastomères, même dans les embryons provenus des fragments. J'ai pu fixer et colorer quelques-uns de ces embryons et constater, dans les uns comme dans les

autres, l'existence de noyaux, et ces noyaux n'étaient pas, en moyenne, plus petits dans les cellules du fragment non nucléé que dans celles de l'autre fragment (1). »

Parmi les conclusions formulées par Delage, nous retiendrons celles qui sont d'accord avec la théorie de l'autophagie sexuelle, telle que nous l'avons exposée dans notre mémoire du 26 mars 1898 (2).

1° « Il faut rejeter toute théorie expliquant la fécondation par la saturation d'une polarité nucléaire femelle par une polarité nucléaire mâle, de même que toute théorie envisageant les globules polaires comme destinés à débarrasser l'œuf, hermaphrodite avant sa maturation, de parties représentant en lui une substance mâle faisant obstacle à la manifestation de ses propriétés.

2° « Il faut rejeter toute théorie considérant la fécondation comme l'apport par le mâle du nombre de chromosomes ou de la quantité de chromatine soustraits par les globules polaires. En se privant d'une moitié en poids de sa chromatine et d'une moitié en nombre de ses chromosomes, l'œuf ne devient pas, *ipso facto*, incapable de développement ultérieur, puisqu'un cytoplasme ovulaire, pourvu d'un nombre de chromosomes et d'une masse de chromatine, précisément égaux à ce qu'il possédait avant la fécondation, mais *d'origine paternelle*, est capable de se segmenter et de former un embryon.

3° « L'attraction sexuelle n'a pas son siège dans le noyau (3). »

Mais nous ne pouvons accepter certaines autres conclusions qui tendraient à donner à l'expérience en question une signification qu'elle n'a pas selon nous.

Ainsi Delage admet qu'il y a « *eu fécondation et déve-*

(1) Y. Delage : *Loc. cit.*, p. 528.

(2) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante, loc. cit.*

(3) Y. Delage : *Loc. cit.*

loppement d'un fragment d'œuf sans noyau et sans ovocentre.

« Il faut rejeter, dit-il, comme trop stricte, la définition ordinaire de la fécondation : union du pronucléus mâle avec le pronucléus femelle. Cette union est certainement vraie, mais elle ne constitue pas le phénomène essentiel. »

Si le mélange des cytoplasmes, mâle et femelle, n'a d'autre résultat que de provoquer la division de l'un des gamètes, on ne saurait y voir un caractère propre de la fécondation, puisque le même résultat peut être obtenu par d'autres moyens : autrement, on devrait dire que, dans le phénomène désigné sous le nom de parthénogénèse, la fécondation existe et qu'elle a pour agent l'aliment ou une énergie quelconque.

La discussion ne peut donc porter que sur le rôle du cytoplasme dans l'union des gamètes : si le cytoplasme n'intervient qu'à titre d'aliment, l'apport d'énergie au gamète par cet intermédiaire n'a pas, selon nous, de signification sexuelle : *il s'agit simplement d'une autophagie ayant les caractères de la parthénogénèse.*

Tout ce qu'il est possible d'affirmer actuellement, c'est que dans l'autophagie sexuelle, le caractère le *plus important est la fusion des noyaux.*

Hertwig et Strasburger ont été amenés, par l'étude des phénomènes de la fécondation, à émettre cette hypothèse que les noyaux sont les porteurs des caractères héréditaires (1).

Quatre principes, dit Hertwig, plaident en faveur de l'hypothèse d'après laquelle le noyau est le porteur des tendances héréditaires.

1° La substance héréditaire mâle et la substance héréditaire femelle sont équivalentes ;

2° La substance héréditaire, en se multipliant, se répar-

(1) Hertwig : *La cellule*, p. 324.

tit uniformément sur toutes les cellules dérivant de l'œuf fécondé;

3° La substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre ;

4° Le protoplasme est isotrope.

Weismann a fait de cette idée la base de sa théorie des déterminants : les Idantes sont les chromosomes et les Ides sont représentés par les nucléomicrosomes.

Boveri, de son côté, croit avoir donné, dans une expérience déjà citée, la preuve de cette propriété des noyaux de contenir la substance héréditaire.

Par la méthode du secouage, il obtient dans le *Sphærechinus granularis,* au milieu d'œufs ordinaires, des fragments contenant des noyaux et d'autres fragments anucléés ; il féconde le tout par des spermatozoïdes d'*Echinus mikrotuberculatus*. Boveri obtient ainsi trois sortes de larves ; les unes ressemblent à celles que l'on obtient dans la fécondation croisée normale ; les autres sont des formes bâtardes intermédiaires qui proviennent de la fécondation des fragments d'œufs nucléés. Quant aux dernières, elles possèdent les caractères des larves d'*Echinus ;* elles n'ont aucun trait de ressemblance maternelle. Boveri interprète ce résultat en admettant que ces larves sont dues au développement des fragments d'œufs anucléés : *la disparition du noyau maternel* a entraîné l'absence des caractères héréditaires venant du gamète femelle.

Cette conclusion qui semble assez décisive, surtout depuis la nouvelle expérience de Delage, a été cependant combattue.

Ainsi Verworn, par exemple, se refuse à voir dans le noyau le seul représentant des propriétés héréditaires : cette propriété, d'après lui, serait partagée par le cytoplasme (1).

(1) Werworn : *Allgemeine Physiologie*, Iéna, 1897, p. 510-523.

Malgré nos préférences pour l'opinion d'Hertwig, de Strasburger et de Boveri, nous devons reconnaître que la question n'est pas définitivement tranchée ; mais nous croyons avoir personnellement mis hors de doute *le rôle prépondérant de la fusion des noyaux dans l'autophagie sexuelle : ce rôle se manifeste de la manière la plus évidente dans tous les cas où un retard s'est produit dans la réduction chromatique* (1).

Les plantes ont deux générations alternantes : dans les gamétophytes, le noyau ne possède que *n* chromosomes ; dans les sporophytes, il en contient le double, c'est-à-dire *n* chromosomes ♂ plus *n* chromosomes ♀. Or, tandis que les gamétophytes se modifiaient peu dans le cours de l'évolution et continuaient à rappeler le stade ancestral, les sporophytes acquéraient très rapidement une différenciation morphologique et anatomique très avancée.

D'autre part, c'est également sous la forme de cellules à noyau double que les gamétozoaires sont arrivés à ce degré de perfectionnement que nous admirons dans les animaux supérieurs et l'homme.

L'union des cytoplasmes n'a eu, dans cette envolée magnifique de la cellule, qu'un rôle bien effacé, sinon nul : lorsque l'autophagie non sexuelle existe, elle ne donne naissance qu'à des plasmodes d'organismes primitifs et rudimentaires ! Aucun être un peu différencié n'a évolué en l'absence d'une fusion de noyaux ; il a même fallu un retard dans la réduction chromatique pour que cette dernière devînt réellement efficace.

En résumé, *l'autophagie sexuelle exige non seulement l'union des gamètes, mais aussi une fusion des noyaux ; la réunion des deux éléments nucléaires en un seul est une condition essentielle de la sexualité ; si l'un des noyaux manque, l'autophagie ne diffère pas sensiblement de la parthénogénèse.*

(1) P.-A. Dangeard. *Loc. cit.*

On ne sera pas surpris, après ce qui précède, de voir que nous refusons d'admettre, dans la définition de la sexualité, l'existence d'un protoplasma spécial mâle, chargé de la fécondation : nous rejetons à la fois la définition de Fol et celle de Boveri.

La fécondation consiste, dit Fol, non seulement dans l'addition des deux demi-noyaux provenant d'individus et de sexes différents, mais encore dans la fusion, deux à deux, de quatre demi-centres provenant les uns du père, les autres de la mère, en deux astrocentres combinés (1).

Cette formule si séduisante a été d'abord assez généralement adoptée; elle a beaucoup perdu de la vogue dont elle jouissait auprès des naturalistes, depuis le moment où Boveri a montré que le gamète femelle est dépourvu de centrosome dans l'*Ascaris megalocephala* (2) ; il semble prouvé maintenant que les centrosomes de l'embryon proviennent, assez souvent tout au moins, des divisions du centrosome mâle apporté par le spermatozoïde (3).

La théorie de Fol et celle de Boveri font allusion à des phénomènes qui peuvent être exacts, *mais qui n'ont pas, au point de vue de la sexualité, la signification générale qu'on leur attribue.*

L'énergie communiquée aux gamètes, soit dans la parthénogénèse, soit dans l'autophagie sexuelle, a comme résultat plus ou moins éloigné de permettre à la cellule de former son clasileucite de division.

Or, nous avons précédemment signalé les analogies qui existent entre les clasileucites et les chloroleucites : ces

(1) Fol : *Le quadrille des centres* (Archiv. des sc. phys. et nat. de Genève, XXV, avril 1891).

(2) Boveri : *Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel* (Arch. phys. med. Gesell. zu Wurzburg, Bd. XXIX, 1895).

(3) E.-B. Wilson et Mathews : *Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg* (Jour. of morph., Bd. X, 1895). — A.-D. Mead : *Some observation on Maturation and Fecundation in Chaetopterus pergamentaceus* (Jour. of morph., Bd. X, 1895).

derniers sont quelquefois dépourvus de pyrénoïdes; lorsqu'ils en possèdent, ces pyrénoïdes sont transitoires ou permanents ; ils se multiplient par division ou apparaissent par nouvelle formation ; de même, les clasileucites peuvent manquer totalement de centrosomes, et lorsqu'ils en ont, ces centrosomes sont transitoires ou permanents; ils se multiplient par division ou apparaissent par nouvelle formation.

Les ressemblances ne s'arrêtent pas là ; elles se retrouvent jusque dans la formation de l'œuf. N'avons-nous pas constaté, chez le *Chlorogonium euchlorum,* une *fusion* fréquente des deux pyrénoïdes? Mais cette fusion n'est pas nécessaire, puisque les deux pyrénoïdes restent assez souvent distincts ; de plus, le pyrénoïde unique ou les deux pyrénoïdes, pendant la maturation de l'œuf, restent visibles ou disparaissent.

Il est prouvé que les centrosomes se comportent, ainsi que les pyrénoïdes, d'une manière variable : il est démontré qu'ils peuvent manquer complètement ; on ne saurait donc les faire entrer dans une définition quelconque de la sexualité.

Les centrosomes, lorsqu'ils existent, servent à la différenciation du clasileucite ; c'est le rôle qu'ils remplissent dans toutes les cellules ; mais, s'ils sont absents, le clasileucite ne s'en forme pas moins : il suffit, pour cela, que le protoplasma général de la cellule possède une énergie suffisante ; nous avons insisté à plusieurs reprises sur le fait que cette énergie pouvait provenir de sources très différentes, et qu'ainsi, elle ne pouvait servir à caractériser la fécondation.

La note d'Yves Delage marque un état d'indécision et d'attente : c'est dans ces conditions que se présente notre théorie de la sexualité.

Au lieu de chercher, comme nos devanciers, les caractères de la sexualité chez des organismes supérieurs,

nous avons essayé de *remonter à l'origine du processus sexuel et d'en rechercher les causes ;* cela fait, *nous avons eu l'explication de la parthénogénèse :* nous avons vu *pourquoi elle s'obtenait si facilement chez les organismes inférieurs*, et comment, par la suite, *elle était devenue si rare à cause du retard qui s'est produit dans la réduction chromatique.* Le même retard *avait une influence considérable dans l'autophagie sexuelle*, *puisque c'est grâce à lui que se différenciaient graduellement plantes et animaux.* De telle sorte que les organismes supérieurs *ont atteint leur perfection, grâce au noyau double de leur cellule, dû à la sexualité ;* mais en même temps, *cette nouvelle organisation rendait la parthénogénèse rare ou impossible. L'importance de la fusion des noyaux dans la sexualité devenait indiscutable ;* par contre, *l'énergie communiquée au gamète femelle par le gamète mâle, perdait de sa valeur comme caractère sexuel proprement dit;* il importait de ne plus faire entrer, *dans la définition de la reproduction sexuelle, la manière d'être des centrosomes.*

La découverte que nous avons faite de la reproduction sexuelle chez les Champignons supérieurs (1) ne peut que bénéficier des nouveaux aperçus contenus dans ce travail.

L'exactitude même de nos observations ne saurait plus être contestée, car les vérifications sont venues de divers côtés à la fois, et portent sur des groupes différents (2-7).

Il est donc bien établi que dans la spore des Ustilaginées, dans la téleutospore des Urédinées, dans la probaside et la baside des Basidiomycètes, dans l'asque des

(1) Consulter les divers Mémoires que nous avons publiés dans le *Botaniste*, Séries III-V ; on trouvera également dans ce recueil les travaux de Sappin-Trouffy sur les Urédinées.

(2) Raciborski : *Ueber den einfluss ausserer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum* (Flora oder allg. Bot. Zeitung 1896, Bd. 82).

Ascomycètes, il existe une *fusion de deux noyaux,* à la suite de *laquelle il se produit de nouveaux embryons.*

Quelques auteurs n'ont voulu voir là qu'un *phénomène purement végétatif;* après les développements que nous venons de donner sur l'autophagie sexuelle, ils ne sauraient, pensons-nous, hésiter plus longtemps à modifier leur manière de voir à ce sujet.

En effet, nous avons vu que la reproduction sexuelle consistait dans l'*union de deux gamètes* avec *fusion des noyaux* et *réduction chromatique;* les *deux gamètes sont affamés,* et bien qu'ils représentent *chacun une cellule complète,* ils ne peuvent *continuer leur développement* qu'à la suite d'un *apport d'énergie ;* cette énergie provient de *facteurs externes* dans la *parthénogénèse,* de l'*autophagie* dans la sexualité.

La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs possède indubitablement tous les caractères de l'autophagie sexuelle.

Dans ces êtres, le thalle est constitué par des articles plurinucléés; or, il est établi que tout article contient en réalité autant d'individualités qu'il possède de noyaux ; c'est la conséquence à laquelle on arrive nécessairement par une étude attentive des plasmodes et par un examen d'ensemble de la reproduction asexuelle et sexuelle des Thallophytes. *Sporanges et gamétanges sont des articles*

(3) Harper : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Frucht. einiger Ascomyceten* (Jahr. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX).

(4) A. Perrot : *Kernfrage und Sexualitat bei Basidiomyceten,* mars 1897, Stuttgart.

(5) H.-O. Juel : *Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten* (Jahr. f. wis. Botanik, Bd. XXXII). — Muciporus *und die Familie der Tulasnellaceen* (Bihang till K. Svenska Vet. Acad. Handlingar, Bd. 23, 1897).

(6) G. Dittrich : *Zur Entwickelungsg. der Helvellineen* (Beitrage, zur Biologie der Pflanzen, Bd. VIII, 1898, p. 17).

(7) Janssens et Leblanc : Recherches cytologiques sur la cellule de Levure (La Cellule, t. XIV, 1898).

dans lesquels il se forme autant de spores que de noyaux ; la séparation effective des cytoplasmes ne fait que rendre apparentes les individualités qui existent dans tous les articles du thalle.

Les articles plurinucléés *contiennent donc autant de cellules qu'il y a de noyaux*, et comme le terme de cellule est devenu assez vague, Sachs a proposé de le remplacer, dans ce cas particulier, par celui d'Energide (1); mais il s'agit toujours de l'organisme élémentaire ou cellule proprement dite.

Les articles à deux noyaux comme les spores des Urédinées, les basides et les asques des Champignons supérieurs, sont donc en réalité des articles renfermant *deux organismes élémentaires*, *deux cellules;* or, ces cellules, *telles qu'elles sont*, ne peuvent continuer à se diviser ; elles manquent d'énergie : elles sont affamées ; *ce sont donc des gamètes* et l'organe qui les renferme est un *gamétange.*

Si l'apport d'énergie à ces gamètes provenait de facteurs externes, nous aurions la parthénogénèse ; on l'obtiendra probablement très facilement lorsqu'on voudra ; la végétation se continuera comme pour les gamètes de *Chlamydomonas*, sans fusion des noyaux.

Mais dès l'instant où les deux gamètes s'unissent, avec fusion des noyaux, en une seule cellule, devenue ainsi capable d'un nouveau développement, *il y a incontestablement reproduction sexuelle.*

Il est absolument inutile, pour caractériser la sexualité, que les gamètes appartiennent à des sporanges différents : chez le *Chlamydomonas Perty* Gorosch, les gamètes d'un même sporange effectuent entre eux la copulation (2) ; on pourrait multiplier les exemples (*Ulothrix*, *Cladophora*, etc.).

(1) J. Sachs : *Physiol. Notizen* II (Flora, 1892, p. 57).

(2) Goroschankin : *Beitrag zur Kenntniss des Morph. und Syst. der Chlamydomonaden* II, Moskau, 1891, p. 13.

Dans la reproduction sexuelle, la fusion des noyaux est suivie d'une réduction chromatique, soit à la germination de l'œuf, soit beaucoup plus tard.

Cette réduction existe chez les Champignons avec ses caractères ordinaires, ainsi que l'a montré notre ancien élève Sappin-Trouffy (1); elle se produit à la germination de l'œuf, comme chez les *Chlamydomonas*.

Jusqu'ici, on a invoqué comme unique raison de l'infériorité manifeste du groupe des Champignons, l'absence de chlorophylle et le parasitisme qui en est la conséquence; nous pouvons maintenant en donner une autre cause, peut-être plus importante : le développement des Champignons se fait probablement tout entier avec un noyau avec n chromosomes : or, nous avons vu que, chez les végétaux et les animaux, l'organisme ne s'est réellement perfectionné qu'avec un noyau double à $2n$ chromosomes.

Telle est, dans son ensemble, cette théorie nouvelle de la sexualité; elle a été édifiée laborieusement et ne vient qu'après de nombreux travaux d'observation qui en ont préparé la mise au point; elle s'est montrée fertile en conséquences et en applications ; elle s'adapte sans difficulté à tous les cas connus de reproduction; elle est d'accord avec notre essai précédent sur la structure des éléments de la cellule ; elle relève de l'évolution, comme toutes les fonctions et tous les organismes.

(1) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, décembre 1896).

TABLE DES MATIÈRES

Poitiers. — Soc. franç. d'imp. et lib. (Oudin et Cie).

6e SÉRIE. 6 Février 1899.

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS

2-6 FASCICULES

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

DIRECTION : 34, Rue de la Chaine, POITIERS

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & C°
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

6e SÉRIE. 26 Mars 1898.

LE BOTANISTE

DIRECTEUR. M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

1er FASCICULE

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

DIRECTION : **34, Rue de la Chaine, POITIERS**

PARIS

J.-B. BAILLIÈRE

Rue Hautefeuille, 19

LONDRES

DULAU & Co

Soho Square, 37

BERLIN

FRIEDLANDER & SOHN

N. W. Carlstrasse, 11

Poitiers. — Typ. Oudin et Cie.

Poitiers. — Typ. Oudin et Cie.

